



**SHOUT**  
**SHARE** **IT**























574.0643  
S937

100

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Nr. 146—170

Schriftleiter:  
Karl Wilhelm Harde

Stuttgart  
1966







## Inhalt

Nr. 146—170

Nr.

- 146 B. HERTING: Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) IX. 12 S.
- 147 K. A. SPENCER: Notes on the Oriental Agromyzidae — 4. 15 S.
- 148 H. HÖLZEL: Beitrag zur Kenntnis der Chrysopiden des Iran (Planipennia, Chrysopidae). 7 S.
- 149 E. LINDNER: *Pedicia rivosa* L. ♀ im Schwarzwald brachypter [*Pedicia rivosa mannheimsi*, n. ssp. (Limoniidae, Diptera)]. 7 S.
- 150 W. HENNIG: *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae). 12 S.
- 151 E. LINDNER: Aethiopische Stratiomyiden (Diptera) VII. 8 S.
- 152 H. SCHNEIDER: Bio-Akustik der Froschlurche. Ein Bericht über den gegenwärtigen Stand der Forschung. 16 S.
- 153 W. HENNIG: Dixidae aus dem Baltischen Bernstein, mit Bemerkungen über einige andere fossile Arten aus der Gruppe Culicoidea (Diptera Nematocera). 16 S.
- 154 W. HENNIG: Conopidae im Baltischen Bernstein (Diptera; Cyclorrhapha). 24 S.
- 155 C.-P. HERRN: *Testudo graeca terrestris* Forskål neu für die Türkei. 2 S.
- 156 E. LINDNER: Stratiomyiden von Madagaskar. 26 S.
- 157 H. K. MUNRO: Fruitflies collected by Dr. Erwin Lindner in East and South Afrika (Trypetidae, Diptera). 7 S.
- 158 K. A. SPENCER: New and interesting Agromyzidae (Diptera) from Florida. 20 S.
- 159 G. VON WAHLERT: Atemwege und Schädelbau der Fische. 40 S.
- 160 A. C. PONT: A second palaearctic species of the genus *Dichaetomyia* Malloch (Diptera: Muscidae). 4 S.
- 161 D. M. ACKLAND and A. C. PONT: *Lispocephala unguata* (Rondani, 1866) (Diptera: Muscidae), a species distinct from *L. alma* (Meigen, 1826). 5 S.
- 162 W. HENNIG: Einige Bemerkungen über die Typen der von Giebel 1862 angeblich aus dem Bernstein beschriebenen Insektenarten. 7 S.
- 163 H. WERMUTH: Der Status von † *Platydictylus minutus* Giebel 1862 (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). 6 S.
- 164 E. LINDNER: Zur Kenntnis der Asiliden-Gattung *Lasiopogon* L. in den Alpen (Dipt.). 3 S.
- 165 W. HENNIG: Spinnenparasiten der Familie Acroceridae im Baltischen Bernstein. 21 S.
- 166 W. HENNIG: Bombyliidae im Kopal und im Baltischen Bernstein (Diptera: Brachycera). 20 S.
- 167 K. D. ADAM: Quartärforschung am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. 14 S.
- 168 F. HELLER: Eine neue Fulgoride aus Neu-Guinea, *Hellerides butawengi* n. sp. (Homoptera). 4 S.
- 169 E. LINDNER: Aethiopische Stratiomyiden (Diptera) VIII. 10 S.
- 170 F. A. KIPP: Indizien für die Sprachfähigkeit fossiler Menschen. 5 S.

## Nach dem Stoff

### Zoologie

#### Insecta

|                                                 | Nr.                                        |
|-------------------------------------------------|--------------------------------------------|
| Insekten (Kopal) . . . . .                      | W. HENNIG . . . . . 162                    |
| Homoptera                                       |                                            |
| <i>Hellerides</i> (Neu-Guinea) . . . . .        | F. HELLER . . . . . 168                    |
| Planipennia (Iran) . . . . .                    | H. HÖLZEL . . . . . 148                    |
| Diptera                                         |                                            |
| Limoniidae ( <i>Pedicia</i> ) . . . . .         | E. LINDNER . . . . . 149                   |
| Dixidae (Bernstein) . . . . .                   | W. HENNIG . . . . . 153                    |
| Stratiomyidae (Afrika) . . . . .                | E. LINDNER . . . . . 151                   |
| Stratiomyidae (Madagaskar) . . . . .            | E. LINDNER . . . . . 156                   |
| Stratiomyidae . . . . .                         | E. LINDNER . . . . . 169                   |
| Asilidae ( <i>Lasiopogon</i> ) . . . . .        | E. LINDNER . . . . . 164                   |
| Acroceridae (Bernstein) . . . . .               | W. HENNIG . . . . . 165                    |
| Bombyliidae (Bernstein) . . . . .               | W. HENNIG . . . . . 166                    |
| Conopidae (Bernstein) . . . . .                 | W. HENNIG . . . . . 154                    |
| Trypetidae (Afrika) . . . . .                   | H. K. MUNRO . . . . . 157                  |
| Agromyzidae (Indien) . . . . .                  | K. A. SPENCER . . . . . 147                |
| Agromyzidae (Florida) . . . . .                 | K. A. SPENCER . . . . . 158                |
| Muscidae ( <i>Fannia</i> , Bernstein) . . . . . | W. HENNIG . . . . . 150                    |
| Muscidae ( <i>Lispocephala</i> ) . . . . .      | D. M. ACKLAND and A. C. PONT . . . . . 161 |
| Muscidae ( <i>Dichaetomyia</i> ) . . . . .      | A. C. PONT . . . . . 160                   |
| Tachinidae (Europa) . . . . .                   | B. HERTING . . . . . 146                   |
| Vertebrata                                      |                                            |
| Fische . . . . .                                | G. v. WAHLERT . . . . . 159                |
| Froschlurche (Bio-Akustik) . . . . .            | H. SCHNEIDER . . . . . 152                 |
| <i>Testudo</i> (Türkei) . . . . .               | C. P. HERRN . . . . . 155                  |
| <i>Platydictylus</i> (Kopal) . . . . .          | H. WERMUTH . . . . . 163                   |
| Paläontologie                                   |                                            |
| Quartärforschung . . . . .                      | K. D. ADAM . . . . . 167                   |
| Verschiedenes                                   |                                            |
| Fossiler Mensch (Sprache) . . . . .             | F. A. KIPP . . . . . 170                   |

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

5. Januar 1966

Nr. 146

## Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae)

Von Benno Herting, Delémont

### IX.

#### *Exorista (Phorcidella) fingana* n. sp.

Körperfärbung schwarz mit schwacher grauweißer Bereifung. Taster, Scutellum, Basicosta und Halteren schwarz. Thorakalschüppchen weißlich mit geschwärztem Innenrand. Thorax mit 4 unbereiften Längsstreifen und einer zusätzlichen sehr schmalen Mittellinie vor der Naht. Die bereiften Binden der Abdominalsegmente sind medio-dorsal unterbrochen, sie nehmen beim ♂ das vordere  $\frac{1}{3}$  der Segmente III und IV und das vordere  $\frac{1}{5}$  des letzten Segments ein, beim ♀ sind sie ein wenig breiter.

Stirn beim ♂ so breit wie  $\frac{3}{4}$  eines Auges (von oben gesehen), beim ♀ fast von Augenbreite. Stirnstreifen bei der starken Prävertikalborste ein wenig breiter als ein Parafrontale. Ocellarborsten rudimentär (♀) oder völlig fehlend (♂). Äußere Vertikalborsten und Orbitalborsten nur beim ♀ vorhanden. Stirnborsten fast bis zur Mitte des Gesichts herabsteigend, Vibrissen auf den unteren  $\frac{2}{5}$  der Gesichtsleisten. Augen dicht behaart. 3. Fühlerglied 2,5mal so lang wie das zweite. Arista in der basalen Hälfte verdickt, ihr 2. Glied 3mal so lang wie dick. Wangen etwa halb so breit wie das 3. Fühlerglied. Die Höhe des Peristoms beträgt kaum  $\frac{1}{5}$  des senkrechten Augendurchmessers.

Thorax mit 3+3 acr, 3+4 dc, 1+3 ia. 3 Humeralborsten in gerader Linie, eine vierte, schwächere Borste vor den beiden inneren. 3 Sternopleuralborsten. Apikalen des Scutellums steil aufgerichtet. Mitteltibia mit 2—3 anterodorsalen Borsten. Flügel ohne Randdorn. Ader  $r_{4+5}$  fast bis zur kleinen Querader mit Börstchen besetzt. Zelle  $R_{4+5}$  beinahe oder ganz geschlossen, ihre Mündung liegt viel näher zur Flügelspitze als zum Ende von  $r_{2+3}$ .

Abdomen mit aufgerichteter Grundbehaarung, den üblichen Marginalborsten und je einem Paar Diskalen auf den Segmenten III und IV. Cercus des ♂ ausgehöhlt und mit gelblichen Haaren gefüllt wie bei *E. rustica* Fall.

Körperlänge 6—7 mm.

Typus (♂) aus dem Pfynwald (Forêt de Finges) im Walliser Rhônetal, gefangen am 29. VIII. 1963 auf Blüten von *Pastinaca*. Das zugehörige ♀ wurde am 15. VIII. 1963 an der gleichen Stelle erbeutet. Beide Exemplare verdanke ich der Sammeltätigkeit meiner Mutter. Ein anderes ♀ fand ich am 7. VI. 1964 in Südfrankreich (bei Lagnes, Plateau de Vaucluse).

Die nächstverwandte Art ist *E. basalis* Baranoff von der Insel Formosa. Auf sie ist die Gattung *Phorcidella* Mesn. gegründet, die aber wohl nur den Status einer Artengruppe innerhalb des Genus *Exorista* verdient. Der Typus von *E. basalis* wurde mir von Herrn Dr. G. PETERSEN vom Deutschen Entomologischen Institut freundlicherweise zum Vergleich zugesandt, er unterscheidet sich von *E. fingana* durch breitere Parafrontalia, nur bis zum oberen Drittel des Gesichts herabsteigende Stirnborsten, längeres 3. Fühler-



glied (über 3mal so lang wie das zweite), breiteres Peristom, keulenförmige Taster, anliegende Grundbehaarung des Abdomens und sehr schmale und scharf begrenzte Bereifungsbinden, die nur das vordere  $\frac{1}{6}$  der Segmente einnehmen.

*Degeeria (Medina) funebris* Meig.

Diese bisher stets mit der äußerst ähnlichen *D. luctuosa* Meig. vermengte Art ist erst kürzlich von MESNIL als selbständig erkannt und (in LINDNER, S. 731) im männlichen Geschlecht zutreffend gekennzeichnet worden. Den Anlaß zu ihrer Entdeckung gab eine weibliche Fliege, die sich von den bekannten *Degeeria*-Arten durch umfangreiche Dörnchenfelder auf der Ventralseite des Abdomens in auffallender Weise unterscheidet, sonst aber als eine *D. luctuosa* zu bestimmen war. MESNIL fand nach sorgfältiger Untersuchung zwei geringfügige bisexuelle Merkmale in der Ausbildung der Postokularzilien und der Beborstung des Prosternums, die zur Kennzeichnung dieser Art geeignet schienen. 3 ♂♂ seiner Sammlung stimmten in diesen Merkmalen mit dem eigenartigen ♀ überein und erwiesen sich auch in der Behaarung des 5. Sternits als deutlich von den anderen ♂♂ verschieden. Der Typus von *funebris* Meig. (♂), bisher für identisch mit *luctuosa* Meig. gehalten, besitzt nach Mitteilung von D'AGUILAR gleichfalls diese abweichenden Merkmale, so daß die Art diesen Namen erhalten muß.

Bei der Nachprüfung meines eigenen Materials stellte ich fest, daß erstens die Mehrzahl der von mir erbeuteten ♂♂ dem *funebris*-Typ entspricht und daß zweitens die zusammen mit diesen gefangenen und sicher zugehörigen ♀♀ nicht die Dörnchenfelder des oben erwähnten, eigenartigen Exemplars besitzen, sondern wie das ♀ von *D. luctuosa* nur eine einfache Dornenreihe an den ventralen Tergiträndern. Es liegen somit in dem *luctuosa*-Komplex drei Arten vor. Das bisher unerkannt gebliebene ♀ von *D. funebris* unterscheidet sich von dem ♀ von *D. luctuosa* zwar nicht in der Bedornung der Abdomenunterseite, dafür aber in der Gestalt des 7. Tergits. Dieses ist bei allen weiblichen *Degeeria* als ein deckelartiger Schild in der hinteren Öffnung des Abdomens sichtbar. Sein Rand zeigt in der ventralen Mitte einen keilförmigen Ausschnitt, der bei *D. luctuosa* nur schwach entwickelt ist, bei *D. funebris* aber fast einen Quadranten einnimmt. Das ♀ mit den Dörnchenfeldern unter dem Abdomen gehört zu einer dritten, seltenen Art, die im folgenden als neu beschrieben ist.

*D. funebris* ist von Dr. H. ZWÖLFER aus erwachsenen *Tanymecus palliatus* F. (Col. Curculionidae) gezogen worden. Die Käfer wurden in der Nähe von Basel auf *Cirsium arvense* gefunden. Aus dreien von ihnen kam Ende Mai eine Parasitenlarve aus. Die Fliegen schlüpften etwa zwei Wochen später.

*Degeeria multispina* n. sp.

Die Art hat alle Charaktere der *luctuosa*-Gruppe: Äußere Vertikalborsten vorhanden, Vordertibia mit 2 hinteren Borsten, Halteren dunkel gefärbt. Sie gleicht im besonderen der *D. funebris* Meig., denn die Postokularzilien sind bis zum Peristom hinab als schwarze Härchen ausgebildet, und das Prosternum trägt jederseits 1—2 Börstchen.

Arteigene Merkmale: Beim ♀ sind die ventralen Randpartien der Tergite III und IV von zahlreichen kurzen, dicht gedrängten, glänzendschwarzen Dörnchen bedeckt. Das in der hinteren Öffnung des Abdomens sichtbare Tergitschild hat nicht, wie bei *D. luctuosa* und *D. funebris*, einen kreisförmigen Umriß, sondern einen geraden Unter- rand mit einer sehr schwachen Einkerbung, seine Oberfläche ist in der Mitte gefurcht und beiderseits davon stark vorgewölbt.

Körperlänge 5—6 mm.

Typus (♀) in meiner Sammlung, gefangen am 3. VIII. 1956 in Ostinghausen bei Soest (Westfalen). Ein zweites Exemplar erbeutete ich am 2. VII. 1957 bei Kierling im Wienerwald (Niederösterreich). Das ♂ ist unbekannt.

*Carcelia lucorum* Meig. und *C. dubia* B. B.

In der Gattung *Carcelia* sind die Artunterschiede im Larvenstadium oft deutlicher ausgeprägt als bei der Imago. *C. dubia* ist von der häufigen *C. lucorum* nach äußeren Merkmalen der Fliege sehr schwer abzutrennen, so daß MESNIL (in LINDNER, S. 47) sie nur als Subspezies behandelt hat. Die Puparien beider Arten zeigen jedoch in der Ausbildung der Dörnchengürtel einen konstanten Unterschied, der es ermöglicht, gezüchtete Exemplare relativ einfach und sicher zu bestimmen. Bei dem Tönnchen von *C. lucorum* sind die ersten vier Abdominalsegmente auf der Dorsalseite völlig nackt, da hier die Dörnchengürtel am Vorderrand der Segmente fehlen und am Hinterrand erst ab 5. Segment vorhanden sind. Bei *C. dubia* dagegen sind die Gürtel auch dorsal entwickelt, und zwar an den ersten drei Abdominalsegmenten am Vorderrand, am vierten vorn und hinten und an den folgenden Segmenten am Hinterrand.

In den sonstigen Merkmalen stimmen die Puparien beider Arten überein: Hinterstigma erheblich dorsalwärts verschoben, nahezu flach, mit je drei fast geraden Schlitzen. Terminalhöcker fehlt. Vorderstigma mit 4—5 Knospen. Die Prothorakalhörnchen der Puppe durchdringen die Pupariumwand nicht.

Ein sicheres Trennungsmerkmal im Imaginalstadium ist der männliche Genitalapparat. *C. lucorum* hat lange Cerci und Paraloben, die letzteren sind zungenförmig. Bei *C. dubia* sind beide Teile kürzer, die Paraloben sind keilförmig mit aufgeblähter, stark seitlich vorragender Basis und schärferer Spitze. Die ohne Präparation in der hinteren Öffnung des Abdomens sichtbare Rückseite des Hypopygs zeigt bei *C. lucorum* einen mehr länglichen, bei *C. dubia* einen mehr quadratischen Umriß.

Die beiden Arten unterscheiden sich auch in biologischer Hinsicht. In der „Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen“ (HERTING 1960) habe ich infolge unzureichender Kenntnis dieses Komplexes die Wirte nicht getrennt. Einen Teil der Zuchtergebnisse, insbesondere die in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien befindlichen Belegexemplare, konnte ich nachträglich noch einmal überprüfen, auch sind einige neue Befunde hinzugekommen. Hiernach ergibt sich die folgende revidierte Wirtsliste:

*C. lucorum* wurde gezogen aus *Arctia caja* (HANDLIRSCH, STAMMER, ČAPEK u. a.), *A. villica* (Coll. BERGENSTAMM, HUGUENIN), *A. konevkai* (ESCHER-KÜNDIG), *Phragmatobia fuliginosa* (ROGENHOFER) und *Diacrisia purpurata* (BERGENSTAMM, STAMMER).

*C. dubia* wurde erhalten aus *Tyria jacobaeae* (Commonwealth Institute of Biological Control, zahlreich aus Wirten an *Senecio jacobaea* aus der Toskana sowie dem Rheintal bei Basel; MITTERBERGER, aus Wirten an *Petasites niveus* in Gesäuse, Steiermark), *Callimorpha dominula* (MACK, Traunseegebiet) und *Arctia hebe* (ROGENHOFER, mehrere Exemplare).

Eine dritte Art dieses Komplexes, deren Wirt die hochalpine *Phragmatobia flavia* Fuessly ist, wird im folgenden als neu beschrieben.

*Carcelia alpestris* n. sp.

Die Art ist der *C. lucorum* Meig. sehr ähnlich und unterscheidet sich von ihr nur in folgenden Merkmalen: Stirn beim ♂ so breit wie  $\frac{3}{4}$ , beim ♀ wie  $\frac{4}{5}$  eines Auges, von oben gesehen. Tibien völlig schwarz gefärbt. Gesamthabitus infolge schwacher Bereifung erheblich dunkler. ♂: Cerci und Paraloben von sehr ähnlicher Form wie bei *C. lucorum*, das Hypopyg nur etwas kleiner und gedrungener.

Körperlänge 8—11 mm.

Das Puparium hat im Gegensatz zu *C. lucorum* auf allen Segmenten dorsal geschlossene Dörnchengürtel, es ähnelt in dieser Hinsicht dem von *C. dubia*.

Der männliche Holotypus und mehrere Weibchen wurden von LOREZ aus *Phragmatobia* (*Arctia*) *flavia* gezogen (Fundort: Stilfser Joch), sie befinden sich im Entomo-



logischen Museum der ETH Zürich. Ein weiteres Exemplar in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien stammt vom gleichen Wirt und derselben Lokalität, es ist mit dem Puparium genadelt.

Die Art *C. kowarzi* Vill. ähnelt *alpestris* in der Stirnbreite, unterscheidet sich aber von ihr durch die größtenteils gelb gefärbten Tibien und auch durch das männliche Hypopyg, dessen Paraloben keilförmig zugespitzt und fast ebenso lang sind wie die Cerci. Die Typen (2 ♂♂) von *kowarzi* befinden sich, wie aus einer handschriftlichen Notiz von VILLENEUVE hervorgeht, in der Sammlung PANDELLE (mit der Art *patellipalpis* Pand. vermengt) und dürften aus den Pyrenäen (Tarbes) stammen. Das ♀ von *kowarzi* ist unbekannt, seine Beschreibung in LINDNER (S. 43) ist irrig und bezieht sich auf ein ♀ von *C. alpestris* (ohne Fundort, in Coll. MESNIL).

### *Erycia fasciata* Vill.

Von VILLENEUVE (1924, S. 7) als Varietät von *E. festinans* Meig. (*fatua* Meig.) beschrieben, aber in Wirklichkeit eine selbständige Art. Sie unterscheidet sich von *E. festinans* durch die folgenden Merkmale:

♂: Stirn fast so breit wie ein Auge. Abdominalsegmente III—V mit auffallenden schwarzen Hinterrandbinden, die am 4. Segment beiderseits der Mitte etwas fleckenartig erweitert sind. Hypopyg größer als bei *festinans*, Cerci länger als die halbe dorsale Länge des 5. Tergits. ♀: Stirn etwas breiter als ein Auge. Abdominalsegmente III und IV am Hinterrand schmal schwarz gesäumt. 5. Segment nicht verlängert, etwa so lang wie das vorhergehende. Die Bereifung ist in beiden Geschlechtern weißgrau oder höchstens schwach gelblich. Von den vier dorsalen Marginalborsten des 3. Abdominalsegments sind die beiden äußeren viel schwächer und kürzer als die inneren, manchmal fehlen sie ganz.

In den Merkmalen, die *E. festinans* von *E. cinerea* R. D. trennen (Fühlerproportionen, schwarze Basicosta, Stirn beim ♂ ohne äußere Vertikalborsten), stimmt *fasciata* mit *festinans* überein.

VILLENEUVE hat die Art nach Exemplaren beschrieben, die SICARD in Saint-Agrève (Dept. Ardèche) fing. Ich besitze sie aus Niederösterreich (Hainburg 16. VIII. 1958, Neusiedl 17. VIII. 1958) und dem Süd-Tessin (Tremona 16. X. 1963, Rovio 22. X. 1963).

### *Pachystylum bremii* Macq.

Die Type dieser bisher unklaren und umstrittenen Gattung und Art befindet sich in der Sammlung BREMI im Entomologischen Museum der ETH Zürich. Sie ist identisch mit *Chaetomera fumipennis* B. B. (nov. syn.). Die Deutung von STEIN (1924, S. 117 und 164), der den Namen *P. bremii* auf die Art *Masistylum arcuatum* Mik bezieht, ist somit irrig, während VILLENEUVE im Recht war. Der Hinterleib der Type ist infolge abgeriebener Bereifung abnorm dunkel gefärbt und stimmt deshalb mit der Beschreibung von MACQUART überein.

Zu den bisher bekannten Fundorten dieser seltenen Art kommen hinzu: Admont im Ennstal (Steiermark), Réchésy im Departement Belfort (beides eigene Fänge) und das Püttlachtal bei Pottenstein im Fränkischen Jura (M. KRAUS leg.). *P. bremii* pflanzt sich durch schwarz gefärbte, mikrotypische Eier (Größe 0,23 × 0,16 mm) fort. Wirte sind nicht bekannt (die Angabe *Pamphilus vafer* ist irrig, vgl. HERTING 1960, S. 119).

### *Linnaemyia zachvatkini* Zimin

Von dieser bisher nur aus Ostasien (Transbaikalien, Mongolei, Nan-Schan, Amurgebiet und Japan) bekannten Art fand ich im Süd-Tessin bei Mendrisio am 14. und 20. X. 1963 zwei ♂♂ und zwei ♀♀. Sie gehört demnach auch zur europäischen Fauna. Von den übrigen Arten der *haemorrhoidalis*-Gruppe (siehe Nr. 65, 1961, dieser Zeit-



schrift, S. 8) ist *L. zachvatkini* im ♂ Geschlecht leicht zu unterscheiden durch die breite Stirn (wie  $\frac{3}{4}$  eines Auges, von oben gesehen), die kräftigen äußeren Vertikalborsten, die doppelt so lang sind wie die benachbarten Postokularzilien, und durch die relativ kurzen Klauen, die kaum länger sind als das letzte Tarsenglied. Die Cerci und Paraloben des Hypopygs sind von ähnlicher Form wie bei *L. haemorrhoidalis* Fall. Im übrigen gehört *L. zachvatkini* zu den Arten, deren Peristom spärlich beborstet ist und deren Hinterkopf keine schwarzen Borsten in der Obergrenze der weißen Behaarung aufweist. Wangen und Peristom sind etwas schmaler als bei den verwandten Spezies. Das 3. Fühlerglied ist beim ♀ nur etwa 1,5mal so lang wie das zweite, beim ♂ nicht ganz zweimal so lang. Der Rüssel ist von ähnlicher Länge wie bei *L. retroflexa* Pand., der schwarz glänzende Teil des Fulcrums etwa dreimal so lang wie breit. Der Humeralcallus ist in der Grundfarbe schwarz, ebenso die Genitalien des ♀. Das Abdomen hat keine Diskalborsten an den Seiten des III. und IV. Segments.

### *Minthodes picta* Zett.

Diese von ZETTERSTEDT in der Gattung *Scopolia* beschriebene Art ist von RINGDAHL (1945) als ein *Minthodes* erkannt und in ihren Merkmalen genauer dargestellt worden. Die Type aus der Sammlung WAHLBERG wurde mir von Dr. K. J. HEQVIST, Stockholm, freundlicherweise zur Prüfung übersandt und erwies sich als identisch mit der von VILLENEUVE (1910) aus der Dauphiné beschriebenen *M. monticola* Vill. (**nov. syn.**).

Von Dr. W. SAUTER, Zürich, erhielt ich kürzlich diese Tachine zur Bestimmung, und zwar mehrere Exemplare, gezogen aus der in Ameisennestern lebenden Raupe von *Myrmecozela ochraceella* Zell. (Lep. Tineidae). Die Gespinstströhen der Wirte waren von Dr. H. KUTTER am 5. VII. 1962 bei Evolène im Wallis (Val d'Hérens) aus Nestern von *Formica exsecta* und *F. pressilabris* ausgegraben worden. Bei der nachträglichen Durchsicht des Zuchtmaterials fand sich in 10 von insgesamt 16 Wohnröhren jeweils ein leeres Tachinenpuparium neben den völlig verschrumpften Resten der Raupe. Die übrigen Röhren waren leer, vermutlich weil die *Myrmecozela*-Puppe sich mit Hilfe ihrer Stachelkränze fortbewegen kann und die Röhre vor dem Schlüpfen des Falters verläßt.

Das Puparium von *M. picta* ist hellbraun gefärbt und hat eine glatte, matte Oberfläche. Dörnchengürtel sind nur auf dem letzten Segment und, weniger deutlich, im Thorakalbereich entwickelt. Vorderstigma mit 3—4 Knospen. Das Prothorakalhörnchen der Puppe durchdringt die Wand des Pupariums nicht. Die sehr kleinen Hinterstigma befinden sich am Ende eines kleinen, schwarzen, fingerförmigen Fortsatzes, der ein wenig dorsal vom hinteren Pol des Pupariums ausgeht. Eine solche Ausbildung der Hinterstigma ist bei den Tachinen bisher nur von der Art *Phytomyptera nitidiventris* Rond. beschrieben worden (MELLINI 1954).

### *Ceranthia tristella* n. sp.

Körperfärbung überwiegend schwarz mit nicht sehr dichter gelbgrauer Bereifung. Taster und Beine gelb. Zweites Fühlerglied, Stirnstreifen, Spitze des Scutellums und Bauchseite des II. Abdominalsegments etwas aufgehellte. Abdominaltergite III—V mit unscharf begrenzten schwarzen Hinterrandbinden (etwa  $\frac{1}{4}$  Segmentlänge) und einer deutlichen schwarzen Mittellinie.

Drittes Fühlerglied beim ♂ breit und sehr gerundet, beim ♀ schmaler mit geradem Vorderrand. 2. Glied der Arista fast so lang wie der verdickte Teil des dritten. Wangen sehr schmal. Peristom fast so breit wie  $\frac{1}{3}$  des senkrechten Augendurchmessers. Taster dünn und kurz. Fulcrum des Rüssels etwa so lang wie der waagerechte Augendurchmesser. Mesonotum mit 4 Dorsozentralborsten hinter der Naht, die zwei vorderen viel kürzer als die beiden hinteren. Im Flügel erreicht die Analader den Hinterrand,  $r_{4+5}$  ist fast bis zur kleinen Querader beborstet, die übrigen Adern sind nackt.

Körperlänge 4 mm.

Typus aus dem Wallis, gezogen aus *Eupithecia silenata* Standf., im Entomologischen Museum der ETH Zürich (Coll. ESCHER-KÜNDIG).

*C. tristella* gehört zum *C. anomala*-Komplex und ist von den benachbarten Arten nach folgender Tabelle zu unterscheiden:

- |                                                                                                                                                                                                                                                                              |                             |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| 1 Drei kräftige Dorsozentralborsten hinter der Naht . . . . .                                                                                                                                                                                                                | <i>anomala</i> Zett.        |
| — 4 dc, die beiden vorderen ziemlich kurz . . . . .                                                                                                                                                                                                                          | 2                           |
| 2 Fulcrum des Rüssels so lang wie $\frac{2}{3}$ des waagerechten Augendurchmessers. Abdomen gleichmäßig bereift ohne dunkle Mittellinie, nur mit einer schwachen Andeutung von dunklen Hinterrandbinden. ♂: 3. Fühlerglied mehr trapezförmig, am Vorderrand gerade . . . . . | <i>tenuipalpis</i> Vill.    |
| — Fulcrum etwa so lang wie der waagerechte Augendurchmesser. Abdomen mit deutlich unbereifter Mittellinie und ebensolchen Hinterrandbinden. ♂: 3. Fühlerglied tropfenförmig, sehr abgerundet . . . . .                                                                       | 3                           |
| 3 Drittes Fühlerglied gelbrot, Abdomen auch oberseits zum Teil gelb gefärbt. 2. Glied der Fühlerborste erheblich kürzer als der gleichmäßig verdickte Abschnitt des 3. Gliedes . . . . .                                                                                     | <i>lichtwardtiana</i> Vill. |
| — 3. Fühlerglied schwarz. Abdomen oberseits ganz oder fast ganz dunkel gefärbt. 2. Fühlerborstenglied etwa so lang wie der gleichmäßig verdickte Teil des dritten                                                                                                            | <i>tristella</i> Hert.      |

Die vorliegenden Zuchtbefunde lassen ausgeprägte biologische Unterschiede zwischen diesen äußerlich sehr ähnlichen Arten erkennen, wenngleich die Wirte in allen Fällen Geometridenraupen sind. *Ceranthis anomala* ist auf die Gattung *Cosymbia* (*Ephyra*) spezialisiert, deren Raupen als Blattfresser an Laubholz (Betula, Quercus usw.) leben. Sie wurde gezogen aus *C. orbicularia* Hb. (HINZ), *C. pendularia* Cl. (TRÖGER), *C. porata* F. (Coll. MESNIL) und *C. ruficiliaria* H. S. (ČAPEK). Die neue Art *Ceranthis tristella* dagegen parasitiert Eupitheciiden, welche die Blüten und Samenkapseln von Caryophyllaceen fressen. Außer dem gezogenen Typus sah ich noch mehrere Exemplare, die Dr. W. MACK, Gmunden, aus *Eupithecia silenata* Standf. an *Silene inflata* (Radstädter Tauernpaß, 1780 m) und aus *E. undata* Frr. an *Minuartia austriaca* (Lainautal bei Gmunden, 800 m) erhielt. Die Puparien ergaben die Fliegen nach der Überwinterung im Mai des folgenden Jahres. Die nächstverwandte Art *C. lichtwardtiana* ist nur einmal gezogen worden (STEIN 1924, S. 131), und zwar aus der Raupe von *Acasis viretata* Hb., die an den Blüten und Beeren von Cornus, Ligustrum oder Rhamnus lebt. Über die Biologie von *C. tenuipalpis* ist noch nichts bekannt.

### *Trafoia gemina* n. sp.

♂: Körperfärbung schwarz, jedoch die Tibien etwas gelblich aufgehellt, vor allem in der distalen Hälfte. Flügel etwas graubräunlich getönt, die kleine Querader (r-m) von einem schwachen, dunklen Fleck umgeben. Basicosta dunkelbraun. Thorakalschüppchen weißlich mit gelbbraunem Innenrand. Bereifung auf Thorax und Abdomen sehr schwach und unscharf begrenzt, an den Vorderrändern der Abdominalsegmente etwas auffallender.

Stirn etwa so breit wie die Hälfte eines Auges. Ozellen untereinander fast äquidistant. Äußere Vertikalborsten vorhanden. Augen dicht behaart. 3. Fühlerglied fast dreimal so lang wie das zweite. Arista auf  $\frac{2}{5}$  ihrer Länge verdickt, ihr 2. Glied kaum doppelt so lang wie dick. Wangen an der engsten Stelle nur halb so breit wie das 3. Fühlerglied. Mundrand vorgezogen, Fulcrum des Rüssels etwas länger als der Fühler. Peristom so hoch wie  $\frac{2}{5}$  des senkrechten Augendurchmessers, größtenteils von der okzipitalen Erweiterung bedeckt.



Thorax mit 2+2 acr, 2+3 dc, 0+3 ia, Präalarborste lang. Humeralcallus mit 3 Borsten in fast gerader Linie und einer vierten Borste davor. 3 Sternopleuralborsten. Pteropleurale vorhanden. Scutellum mit starken Basalen, Subapikalen und Apikalen, letztere gekreuzt, auf der Fläche mehrere aufgerichtete Borsten. Mitteltibia mit 3—4 anterodorsalen Borsten. Hintertibia mit zwei dorsalen Endspornen, der posteroventrale Sporn ist deutlich entwickelt. Flügel ohne Randdorn, Ader  $r_{4+5}$  nur an der Basis mit 2 Börstchen. Zelle  $R_{4+5}$  nahe der Flügelspitze geöffnet. Spitzenquerader an der Basis konkav.

Zweites Abdominaltergit ohne Marginalborsten, bis zum Hinterrand ausgehöhlt. Die folgenden Tergite mit Marginalen und Diskalen. Grundbehaarung aufgerichtet.

Körperlänge 7 mm.

Der Typus (♂) wurde von D. SCHRÖDER am 23. VI. 1961 am Hauser Kaibling (Schladminger Tauern, Österreich) in etwa 1600 m Höhe gefangen, er befindet sich in der Sammlung MESNIL.

Aus der Gattung *Trafoia* war in Europa bisher nur die typische Art *monticola* B. B. bekannt. Sie unterscheidet sich von *gemina* durch folgende Merkmale: 3 dc vor der Naht; vorderer Ocellus nach vorn verschoben und von den beiden andern erheblich weiter entfernt als diese unter sich; Grundfärbung des Körpers nicht rein schwarz, sondern etwas erzfarben, Bereifung dichter.

Die in Schweden von F. NORDSTRÖM aus *Cidaria ocellata* L. (Lep. Geometridae) gezogene *Trafoia* (HERTING 1962, S. 84) ist eine *gemina*, was ich durch nochmalige Überprüfung sicherstellen konnte.

### *Uclesia simyrae* n. sp.

Die neue Art unterscheidet sich von dem Gattungstypus *U. fumipennis* Girschn., von welchem D'AGUILAR (1957, S. 254 und Abb. 17 und 18 auf S. 258) eine genaue Beschreibung gegeben hat, nur in wenigen Merkmalen nach folgender Tabelle:

- |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |                            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|
| 1 Abdominaltergite III—V nur im vorderen Drittel bereift, mit breiten schwarzen Hinterrandbinden. Wangen so breit wie $\frac{2}{3}$ des waagerechten Augendurchmessers, am Vorderrand mit einer ziemlich regelmäßigen Reihe von 5—8 starken Borsten, dahinter schwächere Borsten und Haare. Peristom so hoch wie $\frac{3}{4}$ des senkrechten Augendurchmessers. Gekreuzte Apikalborsten des Scutellums an der Basis etwa so breit getrennt, wie die Entfernung von den starken Subapikalen beträgt (manchmal weniger). Körperlänge 7—8 mm . . . . . | <i>simyrae</i> n. sp.      |
| — Tergite (schräg von hinten betrachtet) bis zum Hinterrand mit einer in unregelmäßigen Flecken aufleuchtenden Bereifung bedeckt. Wangen fast so breit wie das Auge, die Borsten weniger zahlreich und in weniger regelmäßiger Anordnung. Peristom fast so hoch wie das Auge. Apikalen des Scutellums an der Basis weiter auseinander stehend als die Entfernung von den Subapikalen beträgt. Körperlänge 8—10 mm . . . . .                                                                                                                           | <i>fumipennis</i> Girschn. |

Der Typus von *Uclesia simyrae* (♂) wurde von KORB in Konia (Türkei) aus *Simyra dentinosa* Frr. (Lep. Noctuidae) erhalten, er befindet sich (mit einem ♀ aus der gleichen Aufzucht) im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Sammlung ENGEL). STEIN (1924, S. 118) erwähnt dies Exemplar unter dem Namen *U. fumipennis*. Zwei weitere Stücke von *U. simyrae* wurden von Dr. J. KUGLER in Israel aus dem gleichen Wirt gezogen.

Das Puparium ist langgestreckt, auf dem Thorax und dem letzten Segment quergerunzelt, sonst ziemlich glatt, ohne Dörnchengürtel. Vorderstigmen hervortretend, mit etwa 20 Knospen. Das Prothorakalhörnchen der Puppe durchdringt die Pupariumwand



nicht. Letztes Segment etwas hügelartig erhoben und leicht dorsalwärts versetzt. Hinterstigmata nur schwach erhöht, durch etwa  $\frac{1}{4}$  ihrer Breite getrennt, mit drei fast geraden Schlitzfen. Terminalhöcker fehlt.

### *Redtenbacheria insignis* Egger

Die Fortpflanzungsweise und die systematische Stellung dieser merkwürdigen Tachine konnten durch die Sektion eines Weibchens geklärt werden. Um das Sammlungsexemplar nicht weiter zu beschädigen, wurden nach dem Aufweichen nur das Postabdomen und ein Teil der Eingeweide vorsichtig entfernt. Unter diesen befand sich der Uterus oder zumindest der Endabschnitt desselben mit 32 Eiern darin. Alle Eier waren inkubiert und enthielten eine Larve mit ausgebildeten Mundhaken, so daß die Art als oölarvipar anzusprechen ist.

Das Ei ist 0,53—0,58 mm lang und 0,25—0,27 mm breit. Das Chorion der Oberseite ist verdickt (0,0045 mm), gelbbraun gefärbt und von körniger Struktur, die außerdem eine schwache polygonale Felderung erkennen läßt. Zur Ventralseite hin wird die Eihülle schwächer und geht in eine dünne, farblose Membran über. Soweit gehört das Ei zu dem normalen plankonvexen Typ, wie er die oviparen, auf den Wirt ablegenden Arten unter den Exoristinen und Phasiinen kennzeichnet. Das Ei von *Redtenbacheria* besitzt jedoch eine interessante Besonderheit: In dem gelbbraunen Chorion der Oberseite befindet sich unmittelbar vor dem Hinterende ein scharf begrenztes, ovales, etwa 0,10 mm langes und 0,07 mm breites „Fenster“, das nur durch eine sehr dünne, durchsichtige Membran verschlossen ist. Die Larven in den Eiern befanden sich teils normal mit dem Kopf zur Mikropyle hin gerichtet, teils aber in umgekehrter Lage mit den Mundhaken vor diesem Fenster. Es scheint demnach, daß sich die Larve im Ei umdreht und sich über dem Hinterende durch dieses dünnhäutige Fenster ausbohrt.

Ein derartiges Ei mit posterodorsalem Fenster besitzt auch die südeuropäische *Euthera manni* Mik, die nach VERBEKE (1962, S. 105) auch im männlichen Genitalapparat eine nahe Verwandtschaft mit *Redtenbacheria* erkennen läßt. Das Ei von *Euthera* ist in Gestalt und Färbung dem von *Redtenbacheria* sehr ähnlich, nur etwas kleiner, vor allem kürzer (Länge 0,38—0,40, Breite 0,23—0,25 mm). In der Nähe des vorderen Pols sowie um das posterodorsale Fenster herum finden sich je 8—10 zerstreute Krypten, die bei *Redtenbacheria* nicht erkennbar sind. Das Exemplar, dessen Abdomen anlässlich einer früheren Arbeit (HERTING 1956) in Kalilauge mazeriert wurde, enthielt die Schalen von 6 reifen Eiern, anscheinend aber keine entwickelten Larven. Es ist möglich, daß *Euthera* noch auf der oviparen Stufe steht, während *Redtenbacheria* zur Oölarviparie fortgeschritten ist.

VERBEKE (l. c.) stellt *Redtenbacheria* und *Euthera* zu den Voriinen. Der Bau des Eies spricht jedoch eindeutig dagegen. Phylogenetisch bestehen die Tachiniden wahrscheinlich aus zwei getrennten Stämmen. Der eine, die Echinomyiinen und Dexiinen (also auch die Voriinen) umfassend, ist ursprünglich oölarvipar und ist durch die dünne, dorsi-ventral nicht differenzierte Eihülle gekennzeichnet. Der andere Stamm, bestehend aus den Exoristinen und Phasiinen, ist ursprünglich ovipar, und das Ei ist hier zur sicheren Befestigung auf der Haut des Wirtes plankonvex gestaltet mit verdickter Dorsalschale und dünner Bauchmembran, eine Differenzierung, die auch bei den davon abgeleiteten oölarviparen Formen meist noch deutlich ausgeprägt ist. *Redtenbacheria* und *Euthera* gehören unzweifelhaft zu diesem zweiten Stamm.

Arten von *Euthera* sind in den letzten Jahren mehrfach aus Wirten gezogen worden, und zwar stets aus Pentatomiden (Wanzen). Die nordamerikanische *E. tentatrix* Loew ist aus *Euschistus variolarius* P. de B. (RINGS und BROOKS 1958) und *Euschistus servus* Say (PATTON 1958), die altweltliche *E. manni* Mik in Indien aus *Halys dentatus* F. (NARAYANAN und GHAI 1961) ausgekommen. Heteropteren, insbesondere Pentatomiden, sind bekanntlich die typischen Wirte der Phasiinen.

Für die Zugehörigkeit zu den Phasiinen spricht auch der Bau des weiblichen Postabdomens. Das prägenitale 8. Sternit ist breit und kräftig entwickelt, aber völlig borstenlos. Sein Hinterrand ist bei *Redtenbacheria* in der Mitte wie der Ausguß einer Kanne nach außen gebogen, bei *Euthera* ähnlich, aber noch länger und spitzer ausgezogen. Die rückwärtige Begrenzung dieses Legekanals bilden zwei zipfelförmige Sklerite, die entweder der gespaltenen Postgenitalplatte oder den Lingulae entsprechen. Dieser besondere Bau des Ovipositors dient vermutlich, ähnlich wie bei *Phasia*, *Gymnosoma* und *Helomyia*, der Eiablage unter das Scutellum, unter die Flügel oder in andere geschützte Winkel der Körperoberfläche der Wanze.

Der Lagewechsel der Larve im Ei und das Ausbohren am Hinterende des Eies ist ebenfalls, wie DUPUIS (1963, S. 245) gezeigt hat, typisch für viele Phasiinen (*Helomyia*, *Gymnosoma* usw.) und von adaptivem Wert, da das Ei mit dem Hinterende voran aus dem Legerohr austritt und nach der Ablage in einen geschützten Körperwinkel der Wanze mit diesem Pol die dünneren, von der Parasitenlarve leichter zu durchbohrenden Chitinmembranen berührt. Das Fenster in der dorsalen Eihülle bei *Redtenbacheria* und *Euthera* ist eine zusätzliche Anpassung in dieser Richtung.

Das Schlundskelett des ersten Larvenstadiums von *R. insignis* ähnelt sehr demjenigen von *Phasia* und *Gymnosoma*. Die dorsalen Flügel der Basalplatten liegen in der geraden Verlängerung des Labialabschnittes, und dieser ist am Vorderende abgestumpft und mit einem größeren und, ventral davon, zwei kleineren Zähnen versehen.

*Redtenbacheria* gehört also zu den Phasiinen und dürfte ein Parasit von Heteropteren sein. Die Angabe von KRAMER (1911), wonach *R. insignis* aus Raupen der Nonne (*Lymantria monacha*) ausgekommen sein soll, ist hiernach durchaus unglaublich.

### *Gymnosoma nudifrons* n. sp.

Die Art ist im weiblichen Geschlecht leicht an den in ganzer Länge glänzenschwarzen, unbereiften Parafrontalia zu erkennen. Die Grenze der schwarzen Färbung verläuft von der Fühlerbasis schräg nach außen und hinten. Bei den übrigen Arten des *rotundata*-Komplexes (außer *G. costata* Panz., die in diesem Merkmal mit *G. nudifrons* übereinstimmt) sind nur die oberen  $\frac{2}{3}$  oder  $\frac{3}{5}$  der Parafrontalia glänzenschwarz, und die Bereifung dringt hier nicht außen, sondern auf der Innenseite (den Stirnborsten entlang) am weitesten nach oben vor. Von *G. rotundata* unterscheidet sich *G. nudifrons* ferner durch die kürzere Behaarung des Mesonotums und Scutellums und durch die kurzen präscutellaren Borsten (acr und dc), die das vordere Viertel des Scutellums nicht überragen. Sie stimmt hierin mit *G. carpocoridis* Dupuis und *G. dolycoridis* Dupuis überein, besitzt jedoch im Gegensatz zu diesen beiden Arten keine Spur von präscutellarer Bereifung auf dem Mesonotum. An der Spitze des Scutellums findet sich meist ein Fleck weißlicher Bestäubung von variabler Größe, manchmal fehlt auch dieser. Die Zeichnung auf dem Abdomen ist wie bei allen Arten variabel und zur Charakterisierung ungeeignet.

Das ♂ ist schwieriger zu erkennen. Es unterscheidet sich von *G. rotundata* durch kürzere Behaarung und Beborstung der Thoraxoberseite, von *G. carpocoridis* und *G. dolycoridis* dadurch, daß die gelbe Bereifung des Mesonotums nicht bis zum Scutellum fortgesetzt ist. Das Hypopyg ähnelt dem von *G. carpocoridis*, da die „Schultern“ an der Basis des Cercus deutlich hervortreten.

Der Typus (♀) wurde am 15. VIII. 1963 im Pfywald bei Sierre im Walliser Rhône-tal gefangen, er befindet sich im Zoologischen Museum der Universität Lausanne. Die Art ist weit verbreitet und nicht selten, ich besitze sie aus dem Schweizer Jura (Delémont), dem Wallis (Sierre, Visp, Mörel, Grenchols), der Maurienne (Modane),



aus der Steiermark (Admont, Hartberg), Niederösterreich (Kleinzell), Oberfranken (Bamberg) und Nordwestdeutschland (Ahmsen bei Meppen, HERTING 1957, S. 32, dort irrtümlich als *G. verbekei* Mesn. angeführt).

Näheres über die anderen Arten des *G. rotundata*-Komplexes ist bei DUPUIS (1960) zu ersehen.

### *Dionaëa* R. D. und *Labigaster* Macq.

Die Gattung *Dionaëa* R. D. in dem bisher üblichen Umfang (STEIN 1924, S. 245—247) besteht aus zwei Artengruppen, die vor allem im männlichen Genitalapparat stark voneinander abweichen und eine generische Trennung verdienen. Sie unterscheiden sich wie folgt:

- 1 Ein Paar starke Acrostichalborsten vor der Naht. Parafrontalia außerhalb der Stirnborstenreihe behaart. ♂: Epandrium des Hypopygs von normaler Gestalt, Cerci zu einem Stück verwachsen, das stark zugespitzt und krallenförmig etwas nach vorn gebogen ist. ♀: Arme der Genitalzange auf der Innenseite mit einer Reihe kurzer, zahnartiger Stiftborsten versehen.

*Dionaëa* R. D. (Typus: *aurifrons* Meig.)

- Keine acr vor der Naht. Parafrontalia außerhalb der Stirnborsten nackt. ♂: Epandrium vergrößert und abgeplattet, die beiden Cerci untereinander völlig getrennt, stark nach rückwärts gebogen, nicht zugespitzt. ♀: Genitalzange ohne Stiftborsten.

*Labigaster* Macq. (Typus: *forcipata* Meig.)

Während *Labigaster* ziemlich eigenartige Merkmale aufweist, steht *Dionaëa* der Gattung *Leucostoma* sehr nahe. Der Typus von *Dionaëa* ist die Art *forcipata* R. D. 1830, nec *forcipata* Meig. 1824. ROBINEAU-DESVOIDY hat in seinem späteren Werk (1863, II, S. 54) diesen Typus festgesetzt und gleichzeitig den präokkupierten Namen in *D. lineata* R. D. geändert. Nach der Beschreibung (Mesonotum „fortement rayé de cendré“ usw.) kann es sich bei dieser Art ebenso wie bei der folgenden *D. aurulans* R. D. (deren Artberechtigung von ROBINEAU selbst angezweifelt wird) nur um *D. aurifrons* Meig. handeln. Die Art *forcipata* Meig. ist, wie auch ROBINEAU in der Beschreibung angibt, schwächer bereift und deshalb im Habitus erheblich dunkler. Dies gilt auch für die übrigen *Labigaster*-Arten, so daß eine Verwechslung mit *D. aurifrons* kaum möglich ist. Zur Gattung *Dionaëa* s. str. gehört außer dem Typus noch die Art *setifacies* Rond.

In der Erstbeschreibung von *Labigaster* führt MACQUART (1834) zwei Arten an: *forcipata* Meig. und *agilis* (R. D.). Bei der letzteren handelt es sich um eine Mißdeutung, denn *Clelia agilis* R. D. ist in Wirklichkeit eine *Leucostoma*. Die MACQUARTsche *agilis* ist als *Dionaëa aurifrons* gedeutet worden, doch geht dies aus der allzu kurzen Beschreibung nicht mit Sicherheit hervor. Als Typus von *Labigaster* haben RONDANI (1856, S. 76) wie auch BRAUER und BERGENSTAMM (1889, S. 144) eine nicht ursprünglich in die Gattung einbezogene Art genannt, weshalb diese beiden Designationen ungültig sind. Es verbleibt damit nur die spätere Bestimmung von BRAUER (1893, S. 495), daß die Art *forcipata* Meig. der Gattungstypus ist. Die ursprüngliche Schreibweise des Gattungsnamens ist *Labigastera*, doch hat MACQUART in späteren Zitaten *Labigaster* verwendet, was sprachlich richtiger ist. Die Emendationen *Labidigaster* (MEIGEN 1838) und *Labidogaster* (BRAUER und BERGENSTAMM 1889) sind als ungültig zu betrachten. Außer dem Typus gehören in diese Gattung noch die Arten *nitidula* Meig., *pauciseta* Rond. und *digramma* Meig.

Mein Dank gebührt allen, die mir durch Überlassung oder leihweise Zusendung von Material behilflich waren, besonders aber meinem verehrten Lehrer Dr. h. c. L. MESNIL, der mir stets die Einsichtnahme in seine Sammlung gestattete und seine Erfahrungen mitteilte.



## Zusammenfassung — Summary

## Neue Arten — new species:

*Exorista* (*Phorcidella*) *figana*, *Degeeria multispina*, *Carcelia alpestris*, *Ceranthia tristella*, *Trafoia gemina*, *Uclesia simyrae*, *Gymnosoma nudifrons*

## Neue Synonyme — new synonyms:

(*Chaetomera fumipennis* B. B.) = *Pachystylum breinii* Macq.

(*Minthodes monticola* Vill.) = *M. picta* Zett.

## Veränderte Gattungsbegriffe — changed generic concepts:

*Dionaea* R. D. (Typus: *aurifrons* Meig.)

*Labigaster* Macq. (Typus: *forcipata* Meig.)

## Weitere behandelte Arten — other species discussed:

*Degeeria funebris* Meig., *Carcelia lucorum* Meig., *C. dubia* B. B., *C. kowarzi* Vill.,

*Erycia fasciata* Vill., *Linnaemyia zachvatkini* Zimin, *Ceranthia anomala* Zett.,

*C. lichtwardtiana* Vill., *C. tenuipalpis* Vill., *Redtenbacheria insignis* Egger

## Wirtsangaben — host records:

*Degeeria funebris* Meig. ex *Tanymecus palliatus* F.

*Carcelia lucorum* Meig. ex *Arctia caja* L., *A. villica* L., *Phragmatobia fuliginosa* L.,

*Diacrisia purpurata* L.

*C. dubia* B. B. ex *Tyria jacobaeae* L., *Callimorpha dominula* L., *Arctia hebe* L.

*C. alpestris* Hert. ex *Phragmatobia* (*Arctia*) *flavia* Fuessly

*Minthodes picta* Zett. ex *Myrmecozela ochraceella* Zell.

*Ceranthia anomala* Zett. ex *Cosymbia* spp.

*C. tristella* Hert. ex *Eupithécia silenata* Standf., *E. undata* Frr.

*Trafoia gemina* Hert. ex *Cidaria ocellata* L.

*Uclesia simyrae* Hert. ex *Simyra dentinosa* Frr.

## Zitierte Literatur

- AGUILAR, J. D' (1957): Révision des Voriini de l'ancien monde (Dipt. Tachinidae). — Ann. Epiphyties 1957: 235—270.
- BRAUER, F. (1893): Vorarbeiten zu einer Monographie der *Muscaria schizometopa* (exclusive Anthomyidae). — Verh. zool. bot. Ges. Wien 43: 447—525.
- BRAUER, F., und BERGENSTAMM, J. (1889): Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Muscaria schizometopa*, I. Teil. — Denkschr. math.-nat. Cl. Akad. Wiss. Wien 42: 69—180.
- DUPUIS, C. (1960): Les *Gymnosoma* ouest-paléarctiques (à l'exclusion du groupe de *costata* Pz.). — Cahiers d. Naturalistes 16: 69—75.
- (1963): Essai monographique sur les Phasiinae (Diptères Tachinaires parasites d'Hétéroptères). — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (A) 26: 1—461.
- HERTING, B. (1956): Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. — Z. Morph. Ökol. Tiere 45: 429—461.
- (1957): Die Raupenfliegen (Tachiniden) Westfalens und des Emslandes. — Abh. Landesmus. Naturk. Münster 19: 1—40.
- (1959): Revision einiger europäischer Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae). — Ann. naturhist. Mus. Wien 63: 423—429.
- (1960): Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae). — Monogr. angew. Ent. 16: 1—188.
- (1961): Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) III—VI. — Stuttgarter Beitr. Naturk. 65: 1—12.
- (1962): Neue faunistische und biologische Daten über schwedische Tachiniden (Dipt.). — Opuscula Ent. 27: 80—86.
- (1963): Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) VII. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 35: 105—112.
- (1964): Gleicher Titel, VIII. — Entomophaga 9: 59—65.
- KRAMER, H. (1911): Die Tachiniden der Oberlausitz. — Abh. naturf. Ges. Görlitz 27: 117—166.
- MACQUART, M. (1834): Les Insectes Diptères du Nord de la France. — Mém. Soc. Sc. Agric., Arts Lille 1833: 137—368.

- MELLINI, E. (1954): Studi sui Ditteri Larvevoridi I. *Phytomyptera nitidiventris* Rond. — Boll. Ist. Ent. Bologna 20: 309—332.
- MESNIL, L. P. (1944 ff.): Larvaevorinae (Tachininae). — In LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region. Teil 64 g. Stuttgart 1944—1965.
- NARAYANAN, E. S., und GHAI, S. (1961): *Euthera manni* Mik reared from *Halys dentatus* F. — Indian J. Ent. 22: 64—65.
- PATTON, C. N. (1958): A catalogue of the Larvaevoridae of Florida. — Florida Ent. 41: 29—39, 77—89.
- RINGDAHL, O. (1945): Förteckning över de av ZETTERSTEDT i Insecta Lapponica och Diptera Scandinaviae beskrivna tachiniderna med synonymer jämte anteckningar över en del arter. — Opuscula Ent. 10: 26—35.
- RINGS, R. W., und BROOKS, R. F. (1958): Bionomics of the one-spot stink bug, *Euschistus variolarius* (Palisot de Beauvois), in Ohio. — Res. Circ. Ohio agric. Exp. Sta. Nr. 50, 16 pp. (zitiert in Rev. appl. Ent. 47: 225).
- ROBINEAU-DESVOIDY, J. B. (1863): Histoire Naturelle des Diptères des environs de Paris. 2 Bde.
- RONDANI, C. (1856): Dipterologiae Italicae Prodrum I. 226 S. Parmae.
- STEIN, P. (1924): Die verbreitetsten Tachiniden Mitteleuropas nach ihren Gattungen und Arten. — Arch. Naturg. 90 (A) 6: 1—271.
- VERBEKE, J. (1962): Contribution à l'étude des Tachinidae Africains. 1. Description et valeur taxonomique des genitalia mâles. — Exploration hydrobiologique des Lacs Kivu, Edouard et Albert. Vol. III, fasc. 4: 81—149.
- VILLENEUVE, J. (1912): Études diptérologiques. — Wien. ent. Z. 29: 79—92.
- (1924): Diptères nouveaux. — Diptera 1: 5—8.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Benno Herting, Commonwealth Institute of Biological Control,  
Chemin des Grillons 1, Delémont (Schweiz)

7.0643  
937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Februar 1966

Nr. 147

## Notes on the Oriental Agromyzidae - 4

By Kenneth A. Spencer, London

With 28 Figures

The material considered here is from Burma, Formosa, India, Indonesia and Pakistan, partly collected by R. MALAISE, V. K. SEHGAL and the author and partly submitted for identification by the Commonwealth Institute of Entomology. A new genus and five new species are described and four new synonymies are established.

I am considering my paper (SPENCER, 1965 b) in the Diptera of Nepal series as Note 3 in my current series on the Oriental Agromyzidae.

All drawings have kindly been prepared by my wife. The scale line in all cases represents 0.1 mm.

### Genus *Agromyza* Fallén

#### *Agromyza ceylonensis* Spencer

*Agromyza ceylonensis* Spencer, 1961: 60

India: Namkum, 1 ♀, 12. VIII. 1962, ex leaf-mine on *Bambusa vulgaris* Schrad. (SEHGAL). This specimen agrees exactly with the holotype from Ceylon.

The aedeagus of the holotype is illustrated in Figs. 1, 2; this is typical of the grass-feeding *Agromyza* species (cf. SPENCER, 1962 b: Figs. 1, 2 and 3).

### Genus *Japanagromyza* Sasakawa

#### *Japanagromyza loranathi* n. sp.

Head: frons narrow, equal to width of eye, not projecting above eye in profile; orbits conspicuously shining, with two strong ors, the upper weaker, and two ori; orbital setulae fine, sparse, reclinate; ocellar triangle not differentiated; lunule small, grey; jowls relatively broad, on average one-sixth vertical height of eye, deepest in centre.

Mesonotum: two strong pairs of dorso-centrals, pre-scutellars well-developed; acrostichals thick, in some ten rows.

Wing: length in female from 2.2—2.7 mm, first cross-vein variable but well before mid-point of discal cell, last section of m 4 two-thirds penultimate.

Legs: fore-tibia normally with one weak lateral bristle (absent in one of specimens examined), mid-tibia with two conspicuously strong bristles.

Colour: entirely black, mesonotum and abdomen brilliantly shining; squamae grey, fringe black.

Puparium: orange or paler yellowish, posterior spiracles with three minute bulbs on a low spherical protuberance, the two spiracular processes widely-spaced, forming an equilateral triangle with the anus.

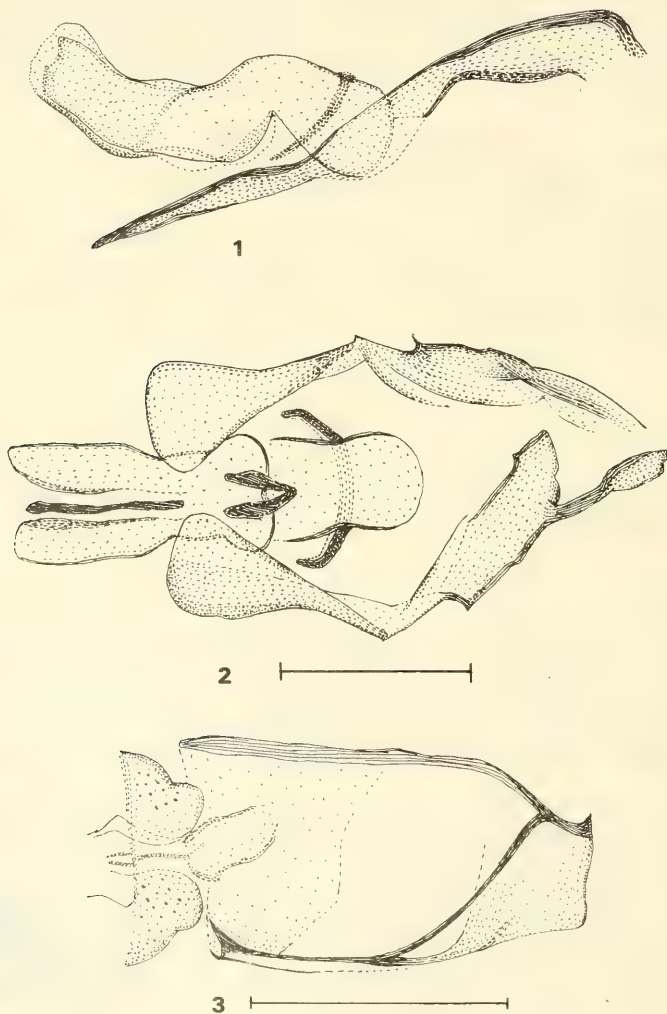
Holotype ♀, India: Pusa, collected 26. I. 1928, emerged 19. II. 1928, ex leaf-mine on *Loranthus* sp. (Loranthaceae); paratypes: 4 ♀♀, Pusa, one 30. III. 1925, three 27.—29. III. 1928, all ex *Loranthus* (Rangi, No. 2304). Holotype in British Museum (Natural History), three paratypes in Dept. of Entomology, Agricultural Research Institute, Delhi, one in author's collection.

In the absence of males it is not possible to include this species in the author's (1962 b) key to Oriental *Japanagromyza* species, nor in the extension of this key



provided by SASAKAWA (1963 c: 25). However, *J. loranthi* can be distinguished from the species with entirely yellow halteres on the following characters:

|                             | Wing length<br>mm | Mesonotum              | Jowls                                           | Mid-tibia  | Frons                             | Posterior<br>spiracles<br>of larva |
|-----------------------------|-------------------|------------------------|-------------------------------------------------|------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| <i>J. loranthi</i>          | 2.2—2.7           | shining black          | relatively broad<br>$\frac{1}{6}$ th eye height | 2 bristles | equal to<br>eye width             | 3 bulbs                            |
| <i>J. eucalypti</i> Spencer | 1.9—2.2           | —                      | narrow                                          | —          | —                                 | numerous<br>bulbs                  |
| <i>J. triformis</i> Spencer | —                 | —                      | extremely narrow                                | —          | —                                 | —                                  |
| <i>J. trifida</i> Spencer   | —                 | more mat               | —                                               | —          | —                                 | —                                  |
| <i>J. trientis</i> Spencer  | —                 | distinctly mat         | $\frac{1}{20}$ th eye height                    | —          | —                                 | —                                  |
| <i>J. insularum</i> Spencer | —                 | distinctly mat         | $\frac{1}{12}$ th eye height                    | —          | —                                 | —                                  |
| <i>J. incisa</i> Sasakawa   | —                 | —                      | —                                               | 1 bristle  | —                                 | —                                  |
| <i>J. stylata</i> Sasakawa  | —                 | densely<br>grey-dusted | —                                               | —          | $1\frac{1}{2}$ times<br>eye width | —                                  |



Figs. 1—2. *Agromyza ceylonensis* Spencer: 1, aedeagus, side view; 2, same, ventral view.  
Fig. 3. *Ophiomyia centrosematis* (de Meij.): aedeagus, ventral view.

*Japanagromyza trispina* (Thomson)*Agromyza trispina* Thomson, 1869*apanagromyza trispina* (Thomson), Spencer, 1965 b: 25*Agromyza variihalterata* Malloch, 1914*apanagromyza variihalterata* (Malloch), Spencer, 1961: 65*apanagromyza nawai* Kato, 1961: 197, **syn. nov.**

Since synonymising *J. variihalterata* with *J. trispina*, KATO's (1961) paper has come to my notice containing a detailed description of both adult and the early stages of *J. nawai*, a blotch-miner on *Glycine* and *Pueraria*. It is clear that *J. nawai* is identical with *J. trispina* and this new synonymy is established herewith.

Genus *Ophiomyia* Braschnikov*Ophiomyia centrosematis* (de Meijere), **comb. nov.**

*Melanagromyza centrosematis* de Meijere, 1940. Lectotype ♀, designated by SPENCER, 1962 b, in Zoological Museum, Amsterdam

I am now satisfied that this species correctly belongs in the genus *Ophiomyia*, to which it is transferred herewith. It is clear that this is the species forming stem-mines on *Glycine* in Formosa, which I previously thought to be an *Ophiomyia* n. sp. (SPENCER, 1962 b: 677).

A further illustration of the aedeagus of a paralectotype is given in Fig. 3 (cf. SPENCER, 1963: Fig. 12); it very closely resembles that of *O. orbiculata* (Hendel) (cf. SPENCER, 1964 b: Fig. 63) which feeds in stems of *Vicia* and *Pisum* in Europe. The larval spiracles are also typical of other *Ophiomyia* species.

SEHGAL has recently bred the species at Namkum, Bihar, India from mines in the pods of *Tephrosia candida* DC., 21. II. 1963. The genitalia and pupal spiracles agree with those of specimens from *Glycine* and *Centrosema*.

Genus *Melanagromyza* Hendel*Melanagromyza asteracanthae* n. sp.

Head: frons slightly wider than eye viewed from above, not projecting above eye in profile; eyes conspicuously wide, in male with distinctive patch of slightly proclinate, brownish hairs at level of ors; orbits narrow, with two ors and two ori, all long and approximately equal; orbital setulae fine, sparse, reclinate; jowls narrow, one-tenth vertical height of eye, cheeks linear; ocellar triangle large, brilliantly shining, apex extending just beyond level of lower ors; lunule slightly higher than semicircle; arista conspicuously long, five-sixths vertical height of eye.

Mesonotum: second dorso-central far behind level of supra-alar, only slightly in front of intra-alar; acrostichals numerous, in some 10—12 rows.

Wing: length from 2.7 mm in male to 3.2 mm in female, costa extending strongly to vein m 1 + 2, last section of m 4 two-thirds penultimate.

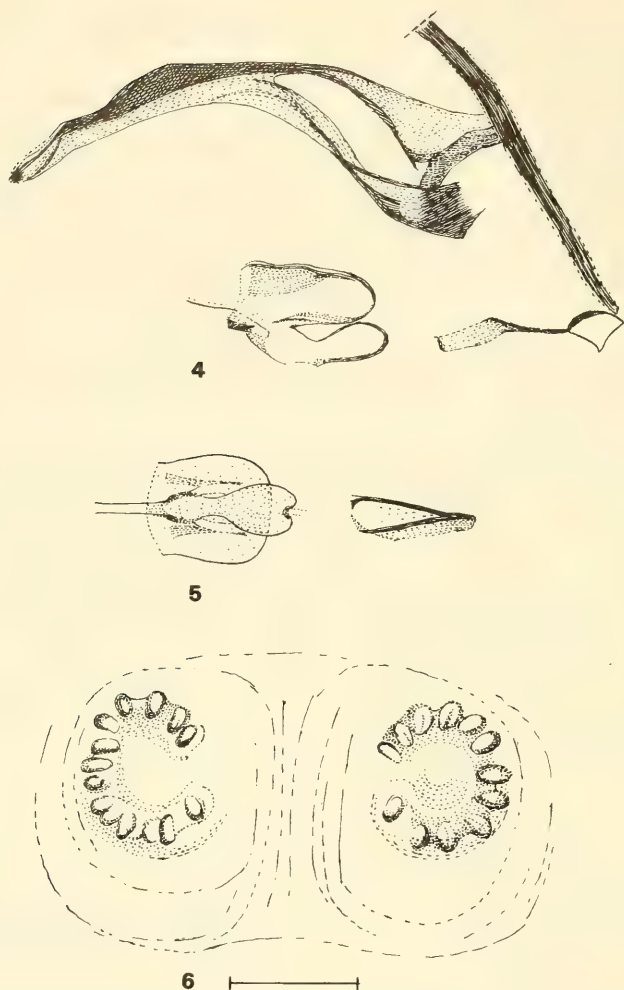
Legs: mid-tibiae with two strong lateral bristles.

Colour: head black but lunule distinctly greyish; mesonotum shining blackish-green, abdomen brilliantly shining green; squamae and fringe silvery-white, margin scarcely differentiated.

Male genitalia: aedeagus in side and ventral views (Figs. 4, 5), typical of the genus.

Puparium: pale brownish, posterior spiracles (Fig. 6) arising from common protuberance, the two processes separated by slightly more than own diameter, each with an ellipse of 12 bulbs, central horn lacking, reduced to a slight swelling.

Holotype ♂, India: Bangalore, 16. XII. 1962, ex leaf-mine on *Asteracantha* sp. (Acanthaceae); paratypes, 1 ♂, 2 ♀♀, same data, 1 ♂, 10. II. 1963 (all C. I. B. C.).



Figs. 4—6. *Melanagromyza asteracanthae* n. sp.: 4, aedeagus, side view, with ninth sternite; 5, aedeagus, ventral view; 6, posterior spiracles of puparium.

This species can be included in following revision of couplets 10—14 of the author's (1961) key to Oriental *Melanagromyza* species:

- |    |                                                                                            |                             |
|----|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| 10 | Eye entirely bare in male . . . . .                                                        | 11                          |
| —  | Eye in male with distinct patch of hairs . . . . .                                         | 12                          |
| 11 | Small species, wing length 1.9—2.3 mm . . . . .                                            | <i>albisquama</i> (Malloch) |
| —  | Larger species, wing length in male 2.5 mm . . . . .                                       | <i>cordiophoeta</i> Spencer |
| 12 | Arista only slightly pubescent, appearing bare . . . . .                                   | 13                          |
| —  | Arista conspicuously pubescent . . . . .                                                   | 14                          |
| 13 | Mesonotum blackish-blue or blackish-green; small species, wing length 2.2—2.5 mm . . . . . | <i>cleomae</i> Spencer      |
| —  | Mesonotum brighter, shining green; larger species, wing length 2.5—2.8 mm . . . . .        | <i>gerberivora</i> Spencer  |
| 14 | Hairs on eye distinctly brownish . . . . .                                                 | <i>asteracanthae</i> n. sp. |
| —  | Hairs on eye white . . . . .                                                               | 15                          |



Reliable identification of the group of shining greenish species to which *M. asteracanthae* belongs is difficult and in caught specimens examination of male genitalia is essential. Clarification of the two further species, *M. lasiops* (Malloch) and *M. erythrinae* (de Meijere) by the illustration of the genitalia of the holotypes is now desirable, to facilitate accurate identification.

This is the first true *Melanagromyza* reported as a leaf-miner and I feel the exact feeding habit requires confirmation; it is possible that the larva feeds partially at least in the mid-rib, in this way largely conforming to the stem-boring habit of all other species in the genus, as restricted by SPENCER (1965 c).

### *Melanagromyza cleomae* Spencer

*Melanagromyza cleomae* Spencer, 1961: 70. Holotype ♂ in author's collection

I previously (SPENCER, 1962 b: 673) identified females bred from stems of *Brassica alboglabra* L. A. Bailey at Singapore as *Melanagromyza* sp. (*Brassica*), suggesting that this probably represented an undescribed species.

I have now been able to examine a male bred from "cabbage stems" at Singapore (Dept. of Zoology, University of Malaya) and have confirmed that the species is *M. cleomae*, which was described from specimens caught on *Cleome* (Capparaceae) at Singapore and Colombo.

The aedeagus of *M. cleomae* is shown in Figs. 7, 8. The distinctive basiphallus is conspicuously similar to that of *M. albocilia* Hendel from Europe (cf. SPENCER, 1965 c: Figs. 5, 6); the differences in the distiphallus, however, suggest that the two species are distinct.

This is the second species known to feed on Cruciferae and Capparaceae [also *L. brassicae* (Riley)].

### *Melanagromyza conspiciua* Spencer

*Melanagromyza conspiciua* Spencer, 1961: 71. Holotype ♂ in author's collection

*Melanagromyza joycei* Sasakawa, 1963 a: 417, *syn. nov.* Holotype ♂ in Bishop Museum, Honolulu

This species was described from Singapore and Ceylon and has since been recorded in Australia (SPENCER, 1963: 315), the Philippines (SPENCER, 1962 b: 670), New Guinea (SPENCER, 1962 a: 655) and New Hebrides (SASAKAWA, 1963 b: 494).

SASAKAWA (1963 a: 417) described *M. joycei* as a new species from New Caledonia, citing trivial differences from *M. conspiciua*. *M. joycei* is without question synonymous with *M. conspiciua*.

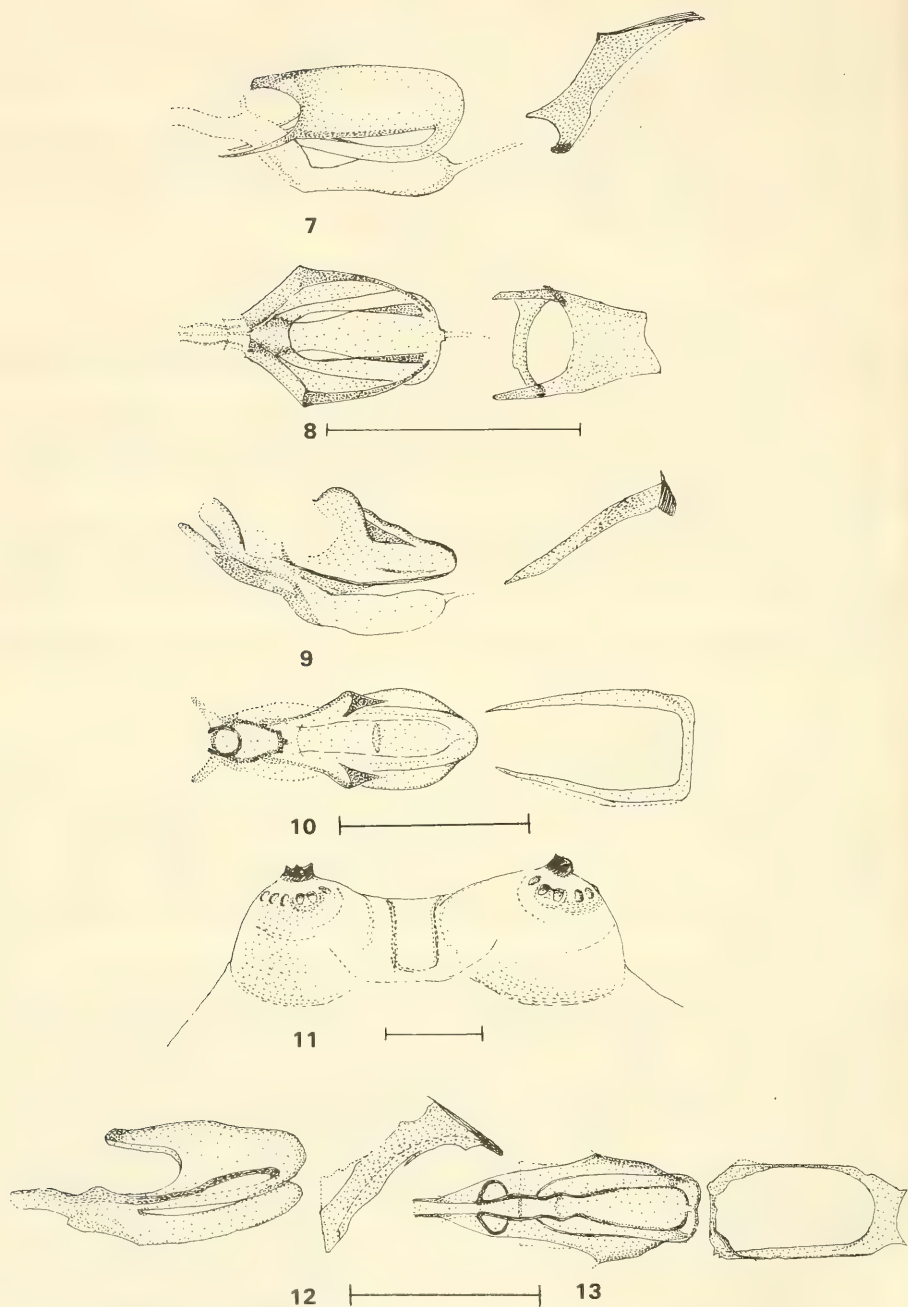
The host-plant of this widespread species has not hitherto been known but I have recently examined a male and female from India: Bangalore, 27. VIII. 1964, confirmed by male genitalia as representing *M. conspiciua*, which were bred from "stem-galls" on *Eclipta alba* Hassk. *Eclipta* is an introduced plant of South American origin and it is now clear that the species feeds on a wide range of Compositae, including *Siegesbeckia* on which I caught five specimens in Australia. Whether the species is a true gall-causer seems doubtful. It more probably feeds either inside the stem, causing a swelling at the point of pupation, which may have been mistaken for a gall in the Indian specimens; or as a stem-miner, where pupation also frequently causes a swelling in many *Ophiomyia* species.

The generic placing of this species requires further study. The aedeagus resembles that of two Australian *Ophiomyia* species, *O. angustilunula* Spencer, 1963 and *O. micra* Spencer, 1963 but until additional material is available the species is best retained in *Melanagromyza*.

### *Melanagromyza cuscutae* Hering

*Melanagromyza cuscutae* Hering, 1958; SPENCER, 1962 b: 670

Pakistan: Abbotabad, 2 ♂♂, 2 ♀♀, 15. VII. 1961, reported as ex stems of *Carduus nutans* L. (GHANI, C. I. B. C.).



Figs. 7—8. *Melanagromyza cleomae* Spencer: 7, aedeagus, side view; 8, same, dorsal view.

Figs. 9—10. *Melanagromyza cuscuteae* Hering: 9, aedeagus, side view, 10, same, dorsal view.

Figs. 11—13. *Melanagromyza hibisci* Spencer: 11, posterior spiracles of puparium; 12, aedeagus, side view; 13, same, dorsal view.

This species is known as a feeder in fruits and stems of *Cuscuta* spp. I record the report of it occurring in stems of *Carduus* with reservation; this possibly represents an unusual case of host transference but it cannot be excluded that some mistake was made in the host identification.

The aedeagus of a specimen from Abbotabad is shown in Figs. 9, 10.

*Melanagromyza hibisci* Spencer

*Melanagromyza hibisci* Spencer, 1961: 73

I have seen a further series of this species, from Coimbatore, S. India, 15. VIII. 1940. The posterior spiracles of the puparium are shown in Fig. 11.

The male genitalia are distinctive and the aedeagus of a paratype from New Delhi is shown in Figs. 12, 13.

*Melanagromyza metallica* (Thomson)

It was recently discovered by the author and V. K. SEHGAL that this widespread species feeds in stems of Compositae. The posterior spiracles of a specimen bred from a stem of *Ageratum conyzoides* L. at Namkum, India, 15. I. 1963 (SEHGAL) are shown in Fig. 14.

*Melanagromyza obtusa* (Malloch)

The larva of this widespread Oriental species feeds in the pods of Leguminosae, particularly *Cajanus*. There are specimens in the British Museum (Natural History) and at the Agricultural Research Institute, New Delhi from Pusa, 3. IV. 1928 stated to have been bred from stems of *Rumex maritimus* L., which I have now confirmed from male genitalia as *obtusa*. It seems possible that some mistake may have been made either with the data labels or with the identity of this host-plant.

The distinctive aedeagus of this species is shown in Fig. 15.

*Melanagromyza theae* (Green)

*Agromyza theae* Green, 1896

*Agromyza atomella* Malloch, 1914, *syn. nov.*

*Melanagromyza styricicola* Sasakawa, 1954, *syn. nov.*

It has hitherto been accepted that this species is monophagous on *Camellia theae*, as opposed to the very similar species, *M. atomella* (Malloch), which is highly polyphagous (cf. SASAKAWA, 1961: 351 as *styricicola* Sas.; SPENCER, 1963: 312).

I have now examined a further long series of specimens bred from tea at Namkum, India and also other specimens from the same locality bred from *Albizzia lucida* Benth. (Leguminosae), *Gloriosa superba* L. (Liliaceae), *Cedrela toona* Roxb. (Meliaceae), *Cryptolepis buchanani* Roxb. (Asclepiadaceae) and *Sida carpinifolia* L. (Malvaceae), including five further male genitalia preparations, and I am satisfied that these specimens all represent the same species. This material was kindly sent me by V. K. SEHGAL who has also bred the species from the following further hosts: *Careya arborea* Roxb. (Myrtaceae), *Ficus hispida* L. (Urticaceae), *Firmiana colorata* Roxb. (Sterculiaceae), *Gardenia jasminoides* Ellis (Rubiaceae), *Hemidesmus indicus* Br. (Asclepiadaceae), *Nyctanthus arbor-tristis* L. (Oleaceae) and *Plumeria* sp. (Apocynaceae).

I have also examined the larval mouth-parts of three specimens:

ex *Camellia theae*, Ranchi, Bihar, India, Aug., 1963 (SEHGAL)

ex *Albizzia lucida*, Ranchi, Bihar, India, Aug., 1963 (SEHGAL)

ex *Passiflora cinnabarina*, Waterfall, nr. Sydney, N.S.W., 29. I. 1961 (K. A. S.)

All three are identical and agree exactly with SASAKAWA's drawing of *M. styricicola* (1961: Fig. 32 e).

SASAKAWA (1961: 351—2) attempts to differentiate *M. styricicola* (= *M. atomella*) from *M. theae*. In some cases the differences cited are inaccurate, such as the height of the gena, which in specimens from *tea* is extremely narrow, approximately one-fifteenth



the eye height, while in a specimen from *Euonymus* in Japan, the height is one-tenth the eye height; it is thus not correct that in *styrivicola* the gena height is  $\frac{1}{16}$  to  $\frac{1}{18}$  the eye height and in *theae*  $\frac{1}{8}$ th. In other cases the differences are not constant such as a mid-tibial bristle always being present in *styrivicola* and either present or lacking in *theae*; this bristle is clearly in the process of being lost and is retained in some, fre-

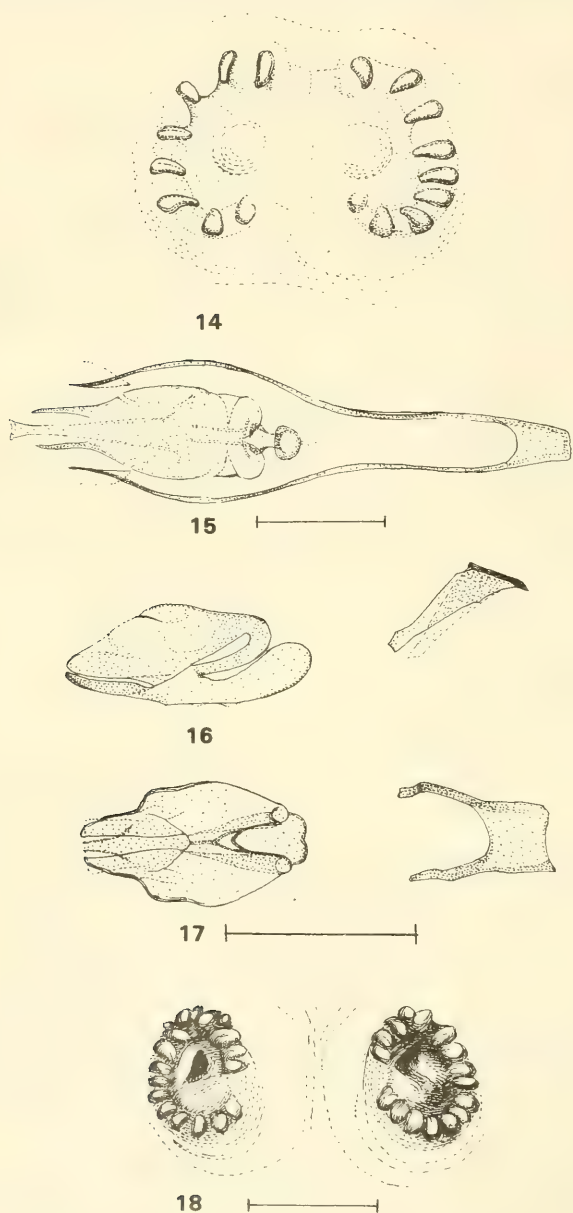


Fig. 14. *Melanagromyza metallica* (Thomson): posterior spiracles of puparium.

Fig. 15. *Melanagromyza obtusa* (Malloch): aedeagus, dorsal view.

Figs. 16—18. *Melanagromyza urticivora* n. sp.: 16, aedeagus, side view; 17, same, dorsal view; 18, posterior spiracles of puparium.

quently the larger specimens, but is not here of specific significance. It is absent in most of the Indian specimens bred from hosts other than *tea*. Specimens from *tea* I have examined do not have parafrontalia projecting above the eye nor acrostichals in eight rows but in both characters agree completely with typical *styrivicola*. SASAKAWA's illustrations suggest a difference in the anterior larval spiracles between *styrivicola* (Fig. 32 m) and *theae* (Fig. 33 m). KURODA (1960: Fig. 4 e) has also illustrated this spiracle in a larva obtained on *tea* in Japan and it agrees not with SASAKAWA's *theae* but with *styrivicola*.

I therefore establish the synonymy of this species as given above. It seems probable that *M. coffeae* (Koningsberger) also represents the same species but, in the absence of any bred specimens from coffee at the present time, this further synonymy must be delayed for the time being.

*Melanagromyza urticivora* n. sp.

Head: frons broad, twice width of eye, orbits strongly differentiated, distinctly projecting above eye, with two ors and three equal, inclined ori; orbital setulae fine, all proclinate; lunule large, ocellar triangle broad, somewhat indistinct at apex; jowls rounded, deepest in centre, one-quarter vertical height of eye, cheeks forming narrow ring below eye; eye with conspicuous patch of white hairs at level of ors in male; antennae separated by narrow facial keel.

Mesonotum: second dc strong, just behind level of supra-alar; acrostichals in some 10 rows in front, extending somewhat irregularly with six rows almost to margin of scutellum.

Wing: length from 2.4 mm in male to 3 mm in female, costa extending strongly to vein  $m_1 + 2$ , last section of  $m_4$  two-thirds penultimate.

Legs: mid-tibia with one or two strong lateral bristles.

Colour: ocellar triangle and orbits only faintly shining; mesonotum predominantly shining black, faintly greenish, somewhat dull viewed from front; abdomen brilliantly shining, greenish; squamae and fringe white.

Male genitalia: aedeagus typical of stem-boring species, as in Figs. 16, 17.

Puparium: pale yellowish-brown, posterior spiracles separated by own diameter, each with an ellipse of 14 bulbs surrounding a small, indistinct horn (Fig. 18).

Holotype ♂, Pakistan, Murree, c. 6000 ft., 13. VIII. 1961, ex stem *Urtica* sp.; paratypes: Murree, 2 ♀♀, 7. II. 1962; Bahrain, nr. Rawalpindi, 2 ♀♀, 18. X. 1961 — all ex *Urtica* stems. Holotype and three paratypes in British Museum (Natural History), one paratype in author's collection. This species can be included in the author's key to Oriental *Melanagromyza* species (1961: 66) by changing 5 to 3 a in the second alternative of couplet 3 and adding new couplet as follows:

3a Frons strongly projecting; orbital setulae proclinate . . . . . *urticivora* n. sp.  
— Frons not projecting above eye; orbital setulae reclinate . . . . . 5

It is immediately distinguishable from *M. aenea* (Meigen) which feeds in *Urtica* stems in Europe by the white squamal fringe and shorter orbital setulae; the horn on the larval posterior spiracular processes is significantly smaller and there are slight differences in the genitalia (cf. SPENCER, 1965 c: Figs. 1—2).

Genus *Phytobia* Lioy

NOWAKOWSKI (1962) restricted *Phytobia* Lioy to the large, cambium-boring species, placed by HENDEL (1931—6) in the sub-genus *Dendromyza* and FRICK (1952) in the sub-genus *Phytobia*. These species are easily mistaken for *Agromyza* species but the sub-costa definitely continues to the costa at least as a fold. SASAKAWA (1963 c) correctly noticed that the genitalia had characters belonging to the Phytomyzinae, but nevertheless erected a new genus *Shizukoa* in the Agromyzinae for four species clearly belonging to *Phytobia*. *Shizukoa* was synonymised with *Phytobia* by SPENCER (1965 a). SASAKAWA

(1963 c) gave a partial key to Oriental *Shizukoa* species but overlooked three species, *Phytobia nigrita* (Malloch), 1914, *Phytobia albohalterata* (de Meijere), 1914 and *Phytobia diversata* Spencer, 1961. The African species in this genus were recently reviewed by SPENCER (1966).

One new species is described and the seven other known Oriental species are listed below. A new key for these eight species is also given below.

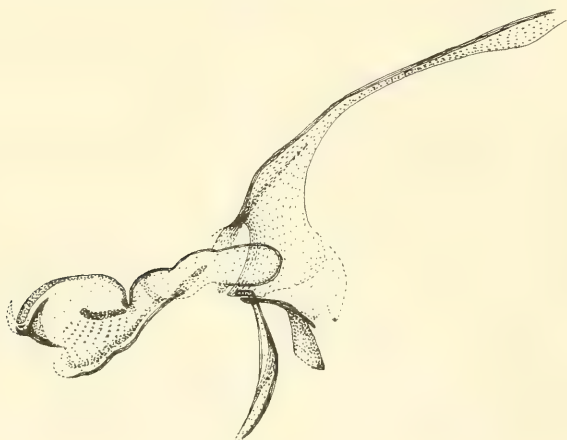
*Phytobia gigas* n. sp.

This is the largest species known in the family Agromyzidae.

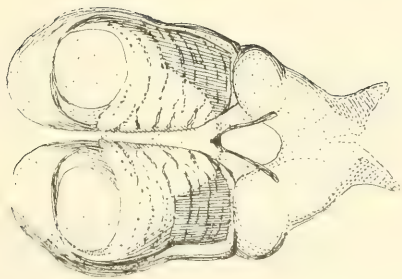
Head: width 2 mm, frons twice width of eye, not or just slightly projecting above eye in profile; orbits somewhat shining, slightly raised, otherwise not differentiated; two ors, three ori (broken, relative lengths not ascertainable), orbital setulae fine, sparse, reclinate; ocellar triangle not differentiated; lunule broad, semicircular; jowls flat below, one-quarter vertical height of eye.

Mesonotum: 3 + 1 strong dorso-centrals, pre-scutellars and intra-alar equal to third dc; acrostichals in some eight rows.

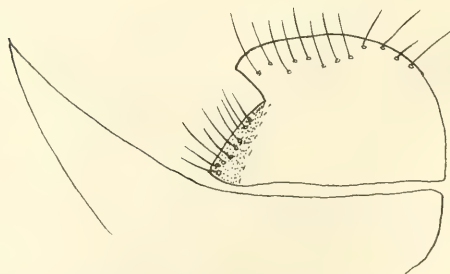
Wing: length in male 6.5 mm, costa extending strongly to apex of vein m 1 + 2, last section of m 4 slightly variable, from two-thirds to almost equal with penultimate; first cross-vein just beyond midpoint of discal cell.



19 |—————|



20 |—————|



21 |—————|

Figs. 19—21. *Phytobia gigas* n. sp.: 19, aedeagus, side view; 20, distiphallus, ventral view; 21, surstylus.





- 6 Orbits projecting above eye in profile . . . . . *propincua* (Sasakawa)  
 — Orbits not projecting . . . . . 7  
 7 Frons narrow, equal to width of eye . . . . . *atrata* (Malloch)  
 — Frons broader, 1½ times width of eye . . . . . *maai* (Spencer)

*Pseudoliriomyza* n. gen.

Type of genus: *Liriomyza cordiae* Spencer, 1959.

Adult: small species, wing length up to 2 mm; costa extending strongly to vein m 1 + 2, last section of m 4 twice penultimate. Only three fully-developed dorso-centrals, third at level of supra-alar, four or five further minute bristles beyond dc, similar to acrostichals. Frons and antennae yellow; mesonotum conspicuously mat, ash-grey, with narrow V-shaped yellow patch before scutellum, apex of V not reaching level of second dc; scutellum yellow centrally; pleura largely yellow.

Male genitalia: aedeagus as in Figs. 22, 23, distiphallus large, with symmetrically paired tubules; ninth sternite black, broadly U-shaped (Fig. 24), postgonites large, black (Fig. 25); aedeagal apodeme broad, black in distal third, remainder whitish, narrow; surstyli not separated by suture, with three areas of distinct chitination (Fig. 26).

Puparium: deep reddish-brown, not shining, deeply segmented; anterior spiracles each with 4—5 bulbs, posterior with 3 rather large bulbs.

*Pseudoliriomyza cordiae* (Spencer), **comb. nov.**

*Liriomyza cordiae* Spencer, 1959: 310

Java: Surabaya, numerous specimens, ex leaf-mines on tree, Sept., 1964 (N. KRAUSS).

This species was originally described from Tanganyika, where it was bred from leaf-mines on *Cordia ovalis* R. Br. ex D. C. It is thus probable that the host in Java was also *Cordia* sp.

Although this species superficially resembles certain species in the genus *Liriomyza*, the entirely distinctive genitalia confirm that it belongs to a separate genus, described above. The characteristic arrangement of the dorso-central bristles and the coloration of the mesonotum also appear to be distinctive features of the genus.

Genus *Phytomyza* Fallén

I have re-examined the specimen from Formosa identified by MALLOCH (1914: 334) as *affinis* Fallén and subsequently identified by SPENCER (1961: 96) as *robustella* Hendel. It can now be seen that the Formosan specimen on external characters most closely resembles *P. penicilla* Hendel (1931—6: 452), which is recognisable within the *robustella* group by its long antennal pubescence; however, the genitalia are entirely distinct and indicate that the two species are not closely related. The new species is described below as *formosae* n. sp.

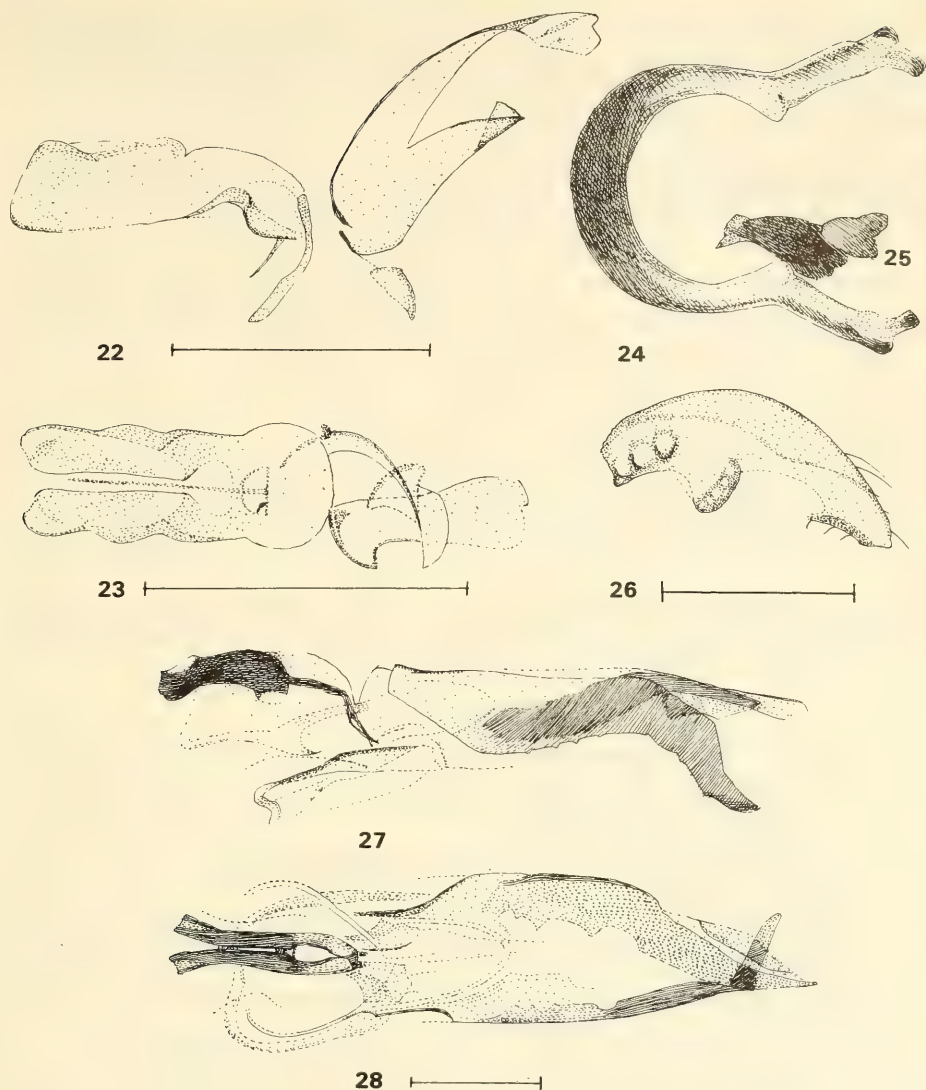
*Phytomyza formosae* n. sp.

Head: frons broad, almost twice width of eye, not projecting above eye in profile; two equal ors, two ori, the lower substantially weaker; third antennal segment round, with distinct pubescence.

Mesonotum: 3 + 1 strong dorso-centrals, fourth in front of pre-sutural; acrostichals irregularly in 3 or 4 rows in front, reduced to 2 rows at level of third dc.

Wing: length in male 3.5 mm, second costal segment three times length of fourth.

Colour: frons yellow, both vt arising from black ground, face essentially yellow but somewhat brown around bases of antennae; palps and antennae black; mesonotum entirely mat, grey, pleura blackish-grey, only narrowly yellow on upper- and hind-margins; legs black, knees of all legs just perceptibly yellow.



Figs. 22—26. *Pseudoliriomyza cordiae* (Spencer): 22, aedeagus, side view; 23, same, ventral view; 24, ninth sternite; 25, postgonite; 26, surstylus.

Figs. 27—28. *Phytomyza formosae* n. sp.: 27, aedeagus, side view; 28, same, dorsal view.

Male genitalia: aedeagus ending in distinctive paired tubules (Figs. 27, 28).

Holotype ♂, Formosa, Taihoku, April, 1912 (SAUTER), in Hungarian Natural History Museum.

#### Genus *Ptochomyza* Hering

##### *Ptochomyza asparagivora* Spencer

*Ptochomyza asparagivora* Spencer, 1964 a: 39

Pakistan: Rawalpindi, 1 ♂, 28. I. 1961 bred ex stems *Asparagus* sp.

This specimen is tentatively referred to *asparagivora*, described from Abyssinia. It agrees closely with the type series, although unfortunately the third antennal segment is missing.



The genitalia are of the same general form as in *asparagivora* but the ninth sternite is conspicuously stouter, fully developed and almost square apically and in the distiphallus the paired arms are more slender and the two minute terminal processes are lacking (cf. SPENCER, 1964 a: Fig. 51).

I hesitate to treat this as a distinct species, at least until additional material is available permitting the antennae to be compared with those of the type series of *asparagivora*, in which the arista is conspicuously short and distinctive.

Species found by the author at Agricultural Research Institute, Delhi, 18. XI. 1962.

1. *Agromyza nana* Mg. Leaf-mines with larvae on *Melilotus* sp. and *Trigonella* sp. This is the first record of this palaearctic species in India.
2. *Ophiomyia beckeri* (Hendel). Leaf-mines on *Launaea* sp. Previously recorded in India at Chandigarh (SPENCER, 1962 b: 669).
3. *Melanagromyza alysicarpi* Bezzi. A single leaf-mine with a dead larva found on *Alysicarpus* sp. Previously recorded in India at Madras (SPENCER, 1963: 312).
4. *Melanagromyza metallica* (Thomson). Larvae found in stems of *Ageratum conyzoides* but no adults obtained. Subsequently reared from same host by SEHGAL (1965: 5).
5. *Liriomyza compositella* Spencer. Leaf-mines in large numbers found on *Xanthium strumarium* L. Twenty-eight adults emerged 4—6. XII. 1962. Previously known from Bombay, Ceylon and Formosa (SPENCER, 1961: 87).

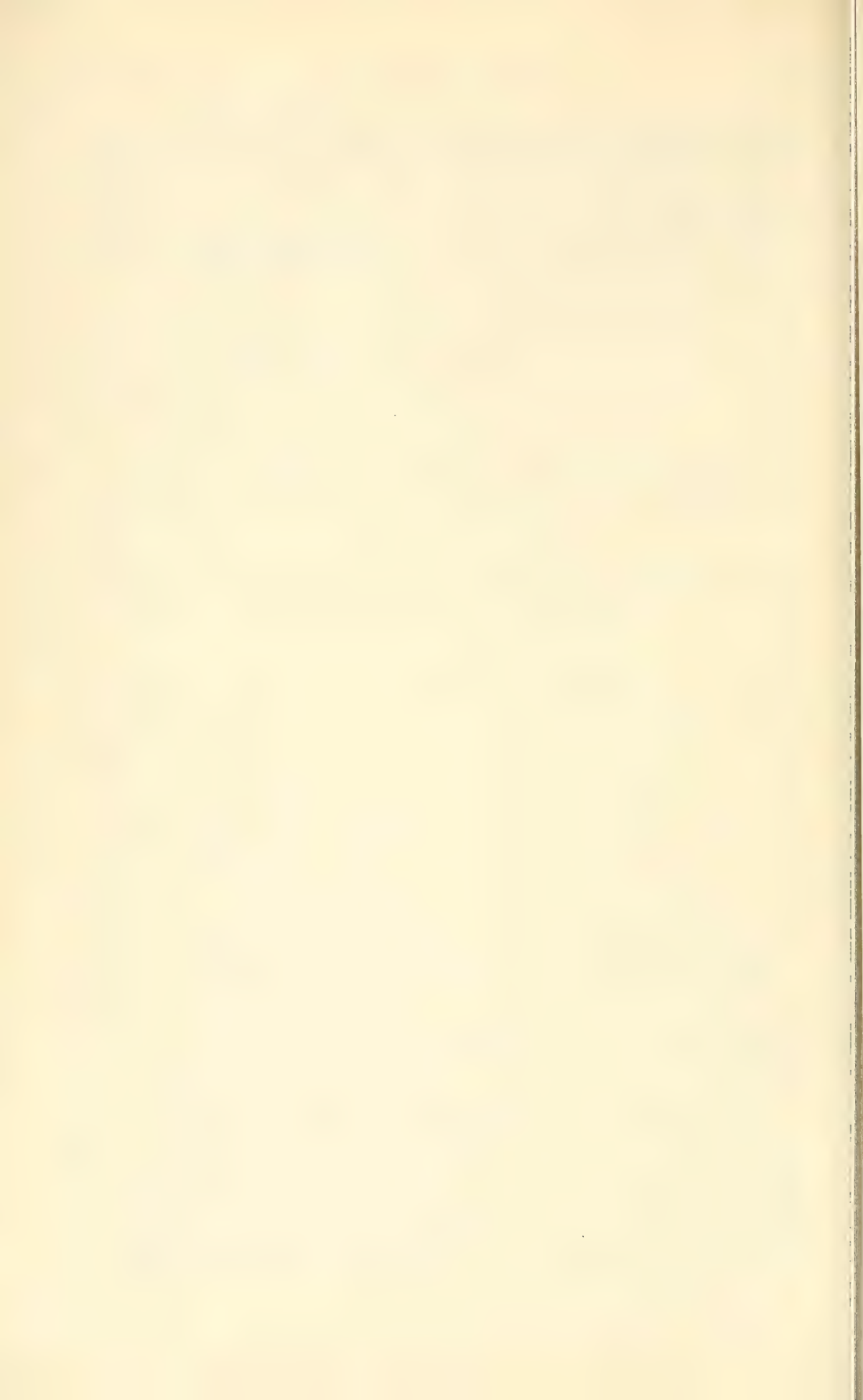
### References

- FRICK, K. E., 1952, A generic revision of the family Agromyzidae (Diptera), with a catalogue of new world species. — Univ. Calif. Publ. Ent. 8: 339—452.
- GREEN, E. E., 1896, in COTES, E. C., An account of the insects and mites which attack the tea plant in India. — Indian Mus. Notes 3 (4): 28.
- HENDEL, F., 1931—36, Agromyzidae in LINDNER, Flieg. pal. Reg. 59: 1—570.
- HERING, E. M., 1958, *Melanagromyza cuscuteae* sp. n., eine neue fruchtfressende Agromyzidae der Seide. — Deutsch. Ent. Zeitschr. N. F. 5: 217—220.
- KATO, S., 1961, Taxonomic Studies on Soy Bean Leaf and Stem Mining Flies (Diptera, Agromyzidae) of Economic Importance in Japan, with Descriptions of Three New Species. — Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (Japan) (c) 13: 171—206.
- KURODA, M., 1960, Studies on the spiracles and cephalopharyngeal sclerites of the larvae of Agromyzid flies (Report III). — Kontyû 28: 48—53.
- MALLOCH, J. R., 1914, Formosan Agromyzidae. — Ann. hist.-nat. Mus. hung. 12: 306—336.
- MEIJERE, J. C. H. DE, 1914, Studien über südostasiatische Dipteren IX. — Tijdschr. Ent. 57: 249—250.
- 1922, Zur Kenntnis javanischer Agromyzinen. — Bijdr. Dierk. 22: 17—24.
- 1940, Über *Melanagromyza centrosematis* n. sp. aus Java. — Tijdschr. Ent. 83: 128—131.
- NOWAKOWSKI, J. T., 1962, Introduction to a Systematic Revision of the Family Agromyzidae (Diptera). — Ann. Zool. Warsaw 20: 67—183.
- SASAKAWA, M., 1954, New Agromyzidae from Japan VII. — Sci. Rep. Saiko Univ., Agr., 6: 106—110.
- 1961, A Study of the Japanese Agromyzidae (Diptera), 2. — Pacific Insects 3: 307—472.
- 1963 a, Some leaf-mining flies from New Caledonia (Diptera: Agromyzidae). — Pacific Insects 5 (2): 417—420.
- 1963 b, A Revision of Polynesian Agromyzidae. — Ibid. 5 (3): 489—506.
- 1963 c, Oriental Agromyzidae (Diptera) in Bishop Museum, Part 1. — Ibid. 5 (1): 23—50.
- SEHGAL, V. K., 1965, Studies on Indian Agromyzidae (Diptera) — 2. — Beitr. Ent. 15 (1/2): 3—10.
- SPENCER, K. A., 1959, A Synopsis of the Ethiopian Agromyzidae (Diptera). — Trans. R. ent. Soc. Lond. 111: 237—329.
- 1961, A Synopsis of the Oriental Agromyzidae (Diptera). — Trans. R. ent. Soc. Lond. 113: 55—100.
- 1962 a, Some Agromyzidae (Diptera) from New Guinea, Melanesia and Polynesia. — Pacific Insects 4 (3): 651—660.
- 1962 b, Notes on the Oriental Agromyzidae (Diptera) — 1. — Ibid. 4 (3): 661—680.

- SPENCER, K. A., 1963, The Australian Agromyzidae. — Rec. Aust. Mus. Sydney 25: 305—354.
- 1964 a, Notes on the African Agromyzidae — 5. — Dtsch. Ent. Z. (N. F.) 11: 15—41.
  - 1964 b, A Revision of the Palaearctic species of the genus *Ophiomyia* Braschnikov. — Beitr. Ent. 14 (7/8): 773—822.
  - 1965 a, Notes on the Oriental Agromyzidae (Diptera) — 2. Agromyzidae from the Philippines. — Ent. Medd. 34: 3—9.
  - 1965 b, Diptera of Nepal — Agromyzidae. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent. 16 (1): 25—31.
  - 1965 c, A Revision of European species of the genera *Melanagromyza* Hendel and *Hexomyza* Enderlein. — Beitr. Ent. 15 (7/8).
  - 1966, Notes on the African Agromyzidae — I. — Journal Ent. Soc. S. Africa 29.

Anschrift des Verfassers:

Kenneth A. Spencer, 19, Redington Road, Hampstead, London, N. W. 3, England





5437

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Februar 1966

Nr. 148

## Beitrag zur Kenntnis der Chrysopiden des Iran (Planipennia, Chrysopidae)

(Ergebnisse der Entomologischen Reisen Willi Richter, Stuttgart, im Iran 1954 und 1956 – Nr. 46)

Von Herbert Hölzel, Graz

Mit 25 Abbildungen

Dieser Studie liegt das Material zugrunde, das von den Herren W. RICHTER und Dr. FR. SCHÄUFFELE in den Jahren 1950—1956 in Südost-Iran gesammelt wurde. In den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart befinden sich davon 105 Stück Chrysopiden, die mir freundlicherweise zum Studium zur Verfügung gestellt wurden. Es ist mir ein aufrichtiges Bedürfnis, Herrn Dr. K. W. HARDE dafür herzlich zu danken.

Über die Neuropterenfauna Vorderasiens und speziell des Iran liegen bisher so gut wie keine Publikationen vor. Erst in den letzten Jahren wurde vorwiegend durch Lepidopterensammler dankenswerterweise auch Neuropterenmaterial gesammelt, so daß es vermutlich in absehbarer Zeit möglich sein wird, ein genaueres Bild der Fauna Vorder- und Zentralasiens zu gewinnen. Die folgende Besprechung von 11 Arten der Familie Chrysopidae — zwei davon werden neu beschrieben — stellt somit nur einen bescheidenen Anfang dar, dem in Kürze weitere Beiträge folgen werden.

### *Italochrysa stigmatica* (Rambur)

*Hemerobius stigmaticus*, Hist. Nat. Ins. Neuropt. (1842)

Nachweis: 1 ♂ SO-Iran (Djiroft), Anbar-Abad, 21.–30. IV. 1956 (RICHTER leg.).

Verbreitung: Spanien, Nordafrika, Vorderasien.

### *Chrysopa carnea* Stephens

*Chrysopa carnea*, Ill. Brit. Ent., Mand. 6, p. 103 (1836)

*Chrysopa microcephala*, Brauer, Haid. Nat. Abh. IV, p. 6 (1850)

*Chrysopa vulgaris*, Schneider, Symb. Monogr. Gen. Chrys., p. 68 (1851)

Nachweis: Insgesamt 29 Exemplare von folgenden Fundorten: Belutschistan (Iran-shar 800 m, 1.–10. III. 1954 [RICHTER und SCHÄUFFELE leg.]; Bampur, V. 1953; Alidar 1500 m, 6. VI. 1953 [SCHÄUFFELE leg.]); Makran (Chahbar-Küste, 21.–24. III. 1954) (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.); SO-Iran (Djiroft), Anbar-Abad, 21.–30. IV. 1956 (RICHTER leg.); Khuzistan, 18 km nordöstlich Shadegan, Jarrahi-Ufergebiet, 28. III. bis 6. IV. 1956 (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.); Calle bei Kaschan, Wüste 2500 m, 1. VIII. 1950 (SCHÄUFFELE leg.).

Verbreitung: Die Art ist mit Ausnahme von Australien und Neuseeland über die ganze Welt verbreitet und ist — zumindest in der paläarktischen Region — die am häufigsten vorkommende *Chrysopa*-Art.

### *Chrysopa septempunctata* Wesmael

*Chrysopa septempunctata*, Bull. Acad. Brux., 8, p. 210 (1841)

*Hemerobius pallens*, Rambur, Hist. Nat. Ins. Neuropt., p. 425 (1842)

*Hemerobius mauricianus*, Rambur, dsogl., p. 425

*Chrysopa cognata*, McLachlan, Journ. Linn. Soc. IX, p. 249 (1867)

*Chrysopa centralis*, McLachlan, FEDTSCHENKO's Reise in Turkestan, p. 19 (1875)

Nachweis: 1 ♀ Calle bei Kaschan (Wüste 2500 m) 1. VIII. 1950 (SCHÄUFFELE leg.).  
Verbreitung: Gesamte paläarktische Region einschließlich Südostasien.

*Chrysopa dubitans* McLachlan

*Chrysopa dubitans*, Horae Soc. Ent. Ross. XXI, p. 448—449 (1887)

*Chrysopa dubitans*, Tjeder, Arkiv for Zoologi, Bd. 29 A, Nr. 8, p. 27 (1936)

Nachweis: 1 ♂, 1 ♀ von Belutschistan, Sangun 1650 m, östlich Kuh-i-Taftan, 4.—18. VI. 1954 (RICHTER leg.).

Verbreitung: Von Zentralasien westwärts bis zum Mittelmeer.

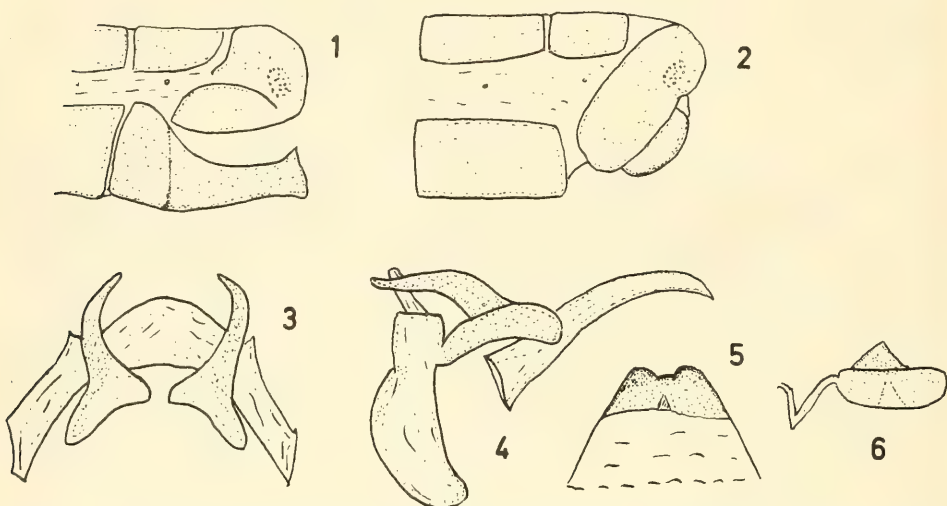


Abb. 1—6. *Chr. sogdianica* McL. 1) Apex des Abdomens männlich. 2) Desgleichen weiblich. 3) Gonarcus, dorsal. 4) Desgleichen lateral mit Pseudopenis. 5) Subgenitale ventral. 6) Spermatheca lateral.

*Chrysopa sogdianica* McLachlan

*Chrysopa sogdianica*, FEDTSCHENKO's Reise in Turkestan, Neur., p. 20 (1875)

Die Art wurde von McLACHLAN aus Turkestan beschrieben. Mr. D. E. KIMMINS vom Britischen Museum hat mir freundlicherweise von einer in den dortigen Sammlungen befindlichen Cotype Genitalzeichnungen zur Verfügung gestellt und mich so in die Lage versetzt, die Art einwandfrei zu identifizieren. Da die seinerzeitige Beschreibung vorwiegend in russischer Sprache erfolgt ist, gebe ich in der Folge eine kurze Redeskription, wobei hauptsächlich auf die ergänzende Beschreibung der Terminalien beider Geschlechter Wert gelegt wird.

Grüne Art, Flügelspannung etwa 28—30 mm. Kopf mit folgender schwarzer Zeichnung: Zwei strichförmige Flecke am Occiput, zwei weitere, eng beisammen liegende am Vertex, unmittelbar hinter der Fühlerbasis; Frons mit rundem Fleck, etwa in der Mitte zwischen den Fühlern, Genae mit je einem runden Fleck, Clypeus beiderseits am Rand mit einem bräunlichen Strich. Mandibeln und Maxillartaster hellbraun. Scapus grün, dorsal und lateral (auf der Innenseite) je ein schwarzer Fleck. Pedicellus grün mit schwarzem Ring, alle weiteren Fühlerglieder dunkelbraun. Prothorax breiter als lang, Vorderrand schwarz gesäumt. Pronotum mit kurzen schwarzen Haaren und unregelmäßiger schwarzbrauner Zeichnung. Beine gelbgrün mit schwarzen Härchen, Klauen braun, ohne basale Erweiterung (einfach). Flügel gestreckt mit ovalem Apex. Adern meist grün, mit kurzen schwärzlichen Härchen. Das Geäder weicht vom normalen *Chrysopa*-Typ insofern ab, als die Pseudomedia nicht gerade verläuft, sondern etwas

unregelmäßig, nahe dem Flügelrand leicht gekrümmt. Außerdem fehlt bei etlichen Tieren eine innere Gradatenreihe; wenn eine solche vorhanden ist, besteht sie aus maximal 2 Adern; äußere Reihe meist mit 4 Adern. Abdomen grün mit schwarzen Haaren.

Männchen: Sternit VIII und IX fast verschmolzen, Trennung nur durch eine kaum erkennbare Naht; lateral betrachtet ist der Dorsalrand stark konkav (Abb. 1). Gonarcus (Coxopodit IX) breit U-förmig mit großen kräftigen Entoprocessus (Anhänge) und Pseudopenis (Abb. 3 und 4).

Weibchen: Spitze des Abdomens siehe Abb. 2. Subgenitale (Sternit VIII) proximal stärker sklerotisiert mit verhältnismäßig kleiner Incision. Spermatheca schwach pigmentiert, ventral mit konischer Einbuchtung; Vela kurz, lateral betrachtet etwa dreieckig (Abb. 5 und 6).

Nachweis: 2 ♂, 17 ♀ Belutschistan (Iranshar 800 m, 1.–10. III. 1954 [RICHTER und SCHÄUFFELE leg.]; Bampur, V. 1953 [SCHÄUFFELE leg.]); Makran (am Kahuran bei Putab, 25. III. 1954) (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.).

Verbreitung: Turkestan, Iran, Nordafrika. Nach ESSEN-PETERSEN (1918) sind die von NAVAS aus Nordafrika beschriebenen *Chrysopa nadali* (Boll. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 1913), *Chrysopa euprepia* und *indiga* (Bull. Soc. Ent. Suisse XII, 1915) Synonyma zu *sogdianica*.

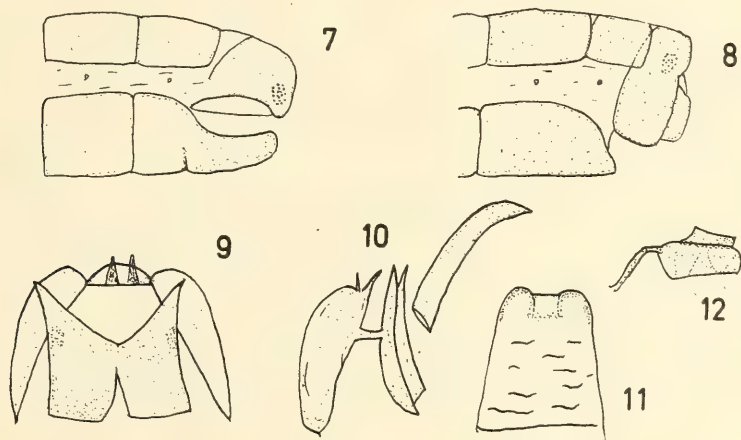


Abb. 7—12. *Chr. persica* n. sp. 7) Apex des Abdomens männlich. 8) Desgleichen weiblich. 9) Gonarcus und Entoprocessus ventral. 10) Desgleichen lateral mit Pseudopenis. 11) Subgenitale ventral. 12) Spermatheca lateral.

### *Chrysopa persica* n. sp.

Größe: Holotypus ♂: Vorderflügel 9 mm, Hinterflügel 8 mm, Körper 7 mm. Allotypus ♀: Vorderflügel 10 mm, Hinterflügel 9 mm, Körper 8 mm.

Kopf ungefleckt gelb, Mandibeln und Maxillartaster braun. Fühler etwa in der Länge der Vorderflügel. Scapus gelb, lateral beiderseits (innen- und außenseitig) mit schwarzem Längsstrich von der Basis bis zum Apex reichend. Pedicellus gelb, schwarz umringt, die restlichen Glieder hellbraun. Thorax vorwiegend gelbgrün, Pronotum etwas breiter als lang, mit kurzen schwarzen Härchen. Beine von Körperfarbe, Klauen braun und einfach. Flügel sehr schmal mit ovalem Apex. Alle Adern grün, mit kurzen schwarzen Härchen, vereinzelt auch auf der Flügelunterseite. Beim Holotypus ist die Cubitalzelle 3 durch den Medianarcellus in der beim Genus *Chrysopa* üblichen Form geteilt, die erste Querader zwischen RS und M trifft die letztere innerhalb der ersten Inter-



medianzelle. Bei der Allotype und einem Teil der Paratypen ist die Cubitalzelle 3 ungeteilt, bei zwei Paratypen ist sie nur in einem der Vorderflügel geteilt. Nur wenige Gradaten, Holotypus beiderseits 2,4, Allotypus 4,6. Abdomen einfarbig gelbgrün.

Holotypus: Sternit VIII und IX nur undeutlich durch eine feine Naht getrennt, lateral betrachtet mit konkavem Dorsalrand und rundem Apex (Abb. 7). Gonarcus (Coxp. IX) etwa V-förmig, mit sehr schmalen Mittelstück, das zwei kräftige Zähnen trägt, und breiten Seitenflügeln. Sehr große Entoprocessus, die in der Mitte fusioniert sind; im basalen Teil sind sie etwa breit quadratisch, am Apex zugespitzt und etwas ventrad gekrümmt. Pseudopenis im Verhältnis zum Gonarcus groß, fast gerade und erst nahe dem Apex stärker gekrümmt (Abb. 9 und 10).

Allotypus: Apex des Abdomens siehe Abb. 8. Subgenitale (Sternit VIII) nur im proximalen Teil etwas sklerotisiert, mit breiter, jedoch sehr flacher Incision. Spermatheca nur schwach pigmentiert, Vela, lateral betrachtet, schmal und etwa rechteckig (Abb. 11 und 12).

Nachweis: Holotypus, Allotypus und 5 Paratypen (1 ♂, 4 ♀♀) von Belutschistan, Iranshar 800 m, 1.–10. III. 1954 (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.).

Verbreitung: Bisher nur aus Südost-Iran bekannt.

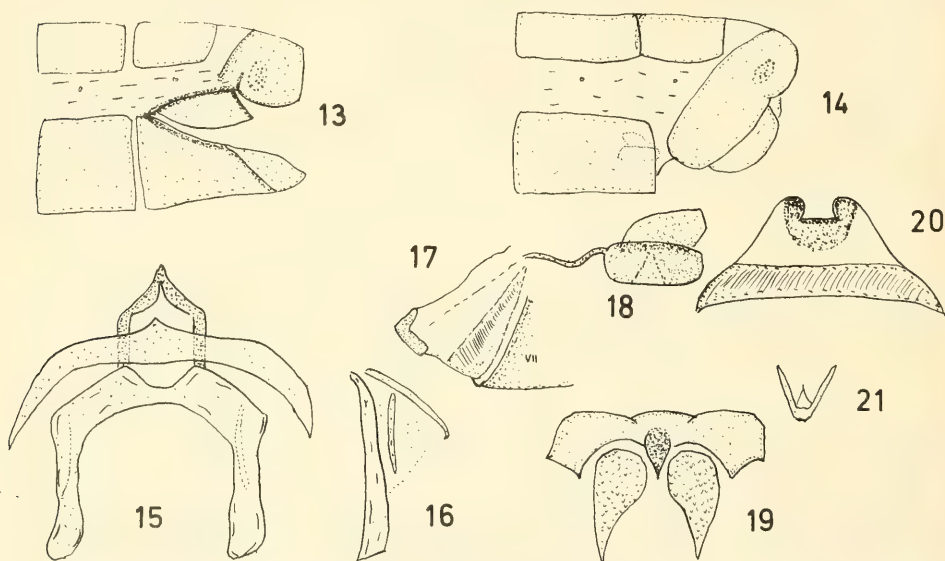


Abb. 13–21. *Chr. makrana* n. sp. 13) Apex des Abdomens männlich. 14) Desgleichen weiblich. 15) Gonarcus mit Tignum und Arcessus, dorsal. 16) Desgleichen lateral mit Entoprocessus (Arcessus hier in natürlicher Lage gezeichnet). 17) Subgenitale lateral. 18) Spermatheca lateral. 19) Gonapophis dorsal. 20) Subgenitale ventral. 21) Hypandrium internum (Sternit X) dorsal.

### *Chrysopa makrana* n. sp.

Größe: Holotypus ♂: Vorderflügel 11 mm, Hinterflügel 10 mm, Körper 7 mm. Allotypus ♀: Vorderflügel 12 mm, Hinterflügel 11 mm, Körper 7 mm.

Braune, gefleckte Art. Kopf gelbbraun mit folgender Zeichnung: Zwischen den Fühlern ein roter Strich, der sich auf der Stirn in zwei kurze, seitlich verlaufende Äste teilt. Darunter (noch auf der Stirn) zwei große, etwa halbmondförmige rote Flecken. Clypeus an der Spitze etwas rötlich; Genae mit schwarzem Strich und davor einem kräftigen halbmondförmigen Fleck. Vertex verwischt rötlichbraun. Scapus gelb, teilweise mit verwischten roten Flecken; Pedicellus braun, im distalen Teil mit dunkel-

braunem Ring, weitere Fühlerglieder gelblichbraun. Thorax hellbraun, mit sehr unregelmäßiger dunkelbrauner Zeichnung, besonders an den Rändern des Notums. Beine hellbraun, Tarsen etwas dunkler, Klauen ohne basale Erweiterung (einfach). Flügel breit oval mit rundem Apex. Adern zumeist farblos hell, mit spärlichen braunen Härchen. Costa nahe der Basis mit braunem Fleck; Queradern des Costalfeldes an beiden Enden braun; die innersten und die im Bereich des Pterostigmas gelegenen ganz braun. Queradern zwischen Subcosta und Radius ganz braun, ebenso die inneren Queradern zwischen Media und Cubitus. Alle übrigen Queradern an beiden Enden mit braunem Punkt. Braun geschattet sind die nahe dem Pterostigma gelegenen Queradern zwischen Sc und R, unmittelbar daneben die letzten 3 Queradern zwischen R 1 und R 2. Ein stärkerer Schatten befindet sich an der ersten Querader zwischen Rs und M, ein weiterer dort, wo die Pseudomedia auf die unterste Ader der inneren Gradatenreihe trifft. Stark geschattet sind nahe dem Flügelrand Cu 2 und M 3. In den Hinterflügeln sind nur die Queradern zwischen Sc und R beim Pterostigma braun geschattet. Gradaten beiderseits 4,6 (Allotypus 3,6). Abdomen braun.

Holotypus: Sternit VIII und IX lateral betrachtet dreieckig mit spitzem Apex; Trennungslinie deutlich sklerotisiert (Abb. 13). Gonarcus (Coxp. IX) in der Form eines verkehrten großen U, mit ganz schmalen, langgestreckten Entoprocessus. Arcessus mit weit getrennten Seitenästen und spitzem Apex. Gonapsis (Spinasternum) mit zwei etwas langgestreckten ovalen Platten, die schuppenartig übereinanderliegende Zähnnchen tragen. Tignum vorhanden (Abb. 15, 16, 19).

Allotypus: Apex des Abdomens siehe Abb. 14. Subgenitale (Sternit VIII) groß, etwa dreieckig, proximal mit breiter, tiefer Incision; der basale Teil ist gleichfalls stärker sklerotisiert und braun pigmentiert. Spermatheca braun, mit großer Vela (Abb. 17, 18, 20).

Nachweis: Holotypus, Allotypus und 4 Paratypen (1 ♂, 3 ♀♀) von Makran, Chah-bar-Küste, 21.–24. III. 1954 (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.).

Verbreitung: Bisher nur aus Südost-Iran bekannt.

### *Chrysopa (Suarius) nana* McLachlan

*Chrysopa nana*, Trans. Ent. Soc., London, p. 230 (1893)

*Chrysopa pretiosa*, Gerstäcker, Mitt. Ver. Vorpommern, XXV, p. 158 (1893)

*Chrysopa nymphula*, Navas, Rev. Ac. Madrid, IX, p. 475 (1910)

*Suarius walsinghami*, Navas, Ann. Soc. Scient. Brux. Mem. XXXVIII, p. 73 (1913)

*Chrysopa nymphulina*, Navas, Bull. Soc. Ent. Egypte, VI, p. 154 (1915)

*Suarius nana*, Kimmins, Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 11, vol. V, p. 445 (1940)

*Suarius nanus*, Hölzel, Ann. Naturh. Mus. Wien, 68 (1965)

Nachweis: 2 ♂♂ und 5 ♀♀ von Belutschistan, Sangun, 1650 m, östlich Kuh-i-Taftan, 4.–18. VI. 1954, und Iranshar, 800 m, 21. V. 1954 (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.).

Verbreitung: Zentral- und Vorderasien, Nordafrika, Südosteuropa.

### *Chrysopa (Suarius) caviceps* McLachlan

*Chrysopa caviceps*, Trans. Ent. Soc., London, p. 165 (1898)

Nachweis: 2 ♀♀ von Belutschistan, Sangun 1650 m, östlich Kuh-i-Taftan, 4.–18. VI. 1954 (RICHTER leg.), und Bampur, V. 1953 (SCHÄUFFELE leg.).

Verbreitung: Vorderasien, Nordafrika.

### *Chrysopa (Suarius) gobiensis* Tjeder

*Chrysopa gobiensis*, Arkiv for Zoologi, Bd. 29 A, Nr. 8, p. 22–23 (1936)

Metallotypus ♂: Größe: Vorderflügel 10 mm, Hinterflügel 9 mm, Körper 7 mm.

Körperfarbe gelb, mit brauner Zeichnung. Kopf: Vertex mit etwas verwaschenem roten Fleck, etwa in der Form eines umgekehrten großen U. Der Vorderrand (des Vertex) ist schwarz gesäumt, derart, daß zwischen den Fühlerbasen zwei nebeneinander

verlaufende Linien zusammenkommen. Zwischen Fühlerbasen und Augen je ein schwarzer Fleck, vor den Fühlern, quer über die Stirn, ein breiteres rötliches Band. Genae mit feiner dunkler Linie; Mandibeln und Maxillartaster bräunlich. Scapus gelblich, dorsal ein größerer schwarzer Fleck, lateral (außenseitig) ein dunkler Strich von der Basis bis zum Apex, ventral ein kleiner schwarzer Fleck nahe dem Apex. Pedicellus braun, alle übrigen Fühlerglieder gelb. Prothorax etwas breiter als lang; Pronotum gelblich, mit feiner brauner Mittellinie; beiderseits der Mitte ein breites braunes Band, das nahe dem Rand dunkler wird und dort mit kurzen schwarzen Härchen bedeckt ist. Meso- und Metanotum gelblich, beiderseits am Rand mit unregelmäßiger brauner Zeichnung. Beine von Körperfarbe, Femur der Hinter- und Mittelbeine nahe dem distalen Ende an der Außenseite braun gefleckt. Klauen dunkelbraun, ohne basale Erweiterung (einfach). Flügel mit zahlreichen braunen Flecken (wie Holotypus); Längsadern hell, mit brauner Zeichnung an den Stellen des Zusammentreffens mit Queradern. Fast gänzlich braun sind Cu 2, 1 A und 2 A. Queradern des Costalfeldes an beiden Enden braun, Queradern des Radialsektors und Gradaten gänzlich braun. Gradaten links und rechts je 4 Adern in beiden Reihen.

Abdomen gelb mit unbestimmter brauner Zeichnung, Apex siehe Abb. 23. Sternit VIII und IX verschmolzen, lateral betrachtet etwa dreieckig, mit rundem Apex. Gonarcus (Coxp. IX) breit U-förmig, stark sklerotisiert und dunkelbraun pigmentiert. Seitenteile mit verhältnismäßig langen, ventral gerichteten Ästen. Mittelstück mit zwei kräftigen, dorsal gerichteten Zähnen. Arcessus aus zwei deutlich getrennten Ästen bestehend, die an der Basis und am Apex verschmolzen sind; Apex dreizackig. In den Gabeln des Gonarcus große Entoprocessus, siehe Abb. 22 und 25.

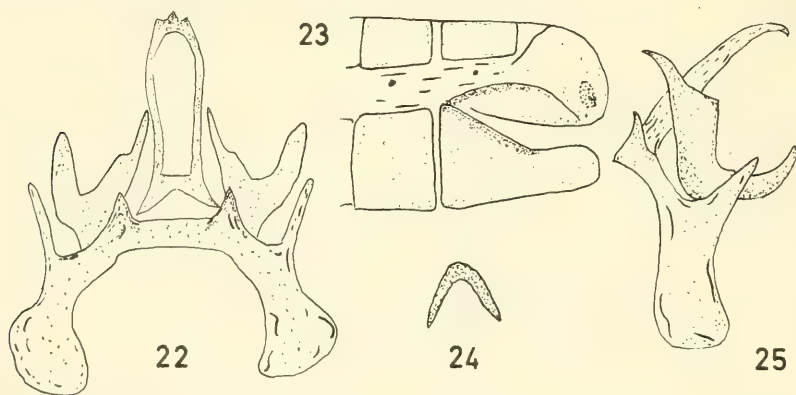


Abb. 22—25. *Chr. gobiensis* Tj. 22) Gonarcus mit Arcessus und Entoprocessus dorsal. 23) Apex des männlichen Abdomens lateral. 24) Hypandrium internum (Sternit X). 25) Gonarcus lateral.

Nachweis: Metallotypus ♂ von SO-Iran (Djiroft), Anbar-Abad, 1.–18. V. 1956 (RICHTER leg.). Außerdem 1 ♂ und 7 ♀♀ von Belutschistan, Iranshar 800 m, 21. V. 1954 (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.), Bampur V. 1953 (SCHÄUFFELE leg.), und Djiroft, wie oben.

Die Art wurde nach einem einzigen Weibchen aus der Mongolei beschrieben und seither meines Wissens nicht mehr gefunden. Es ist bemerkenswert, daß ihr Verbreitungsgebiet bis Vorderasien reicht, und es wäre von höchstem Interesse, feststellen zu können, ob es sich mit dem Verbreitungsareal von *Chrysopa tigridis* Morton — die habituell von *gobiensis* nicht zu unterscheiden ist — überschneidet. *Chr. tigridis* ist von Mesopotamien, Jordanien und Palästina bekannt. TJEDER (1936) hat die Weibchen bei-



der Arten untersucht und deren interne Armaturen vergleichend dargestellt. Die Zugehörigkeit der vorliegenden Tiere zu *gobiensis* konnte solcherart zweifelsfrei festgestellt werden. Darüber hinaus konnte ich ein Weibchen von *tigridis* aus Haifa aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien untersuchen und auch selbst die Artverschiedenheit der fraglichen Tiere feststellen.

Verbreitung: Mongolei, Südost-Iran.

*Chrysopa (Suarius) andresi* Navas

*Chrysopa andresi*, Mem. Real. Acad. Cienc. Barcelona, vol. XI, Nr. 23, p. 394 (1915)

Nachweis: 1 ♂ und 1 ♀ von Belutschistan, südwestlich Iranshar, Bampurufer, 7. V. 1954 (RICHTER und SCHÄUFFELE leg.).

Diese Art wurde von NAVAS aus Ägypten beschrieben. Bedauerlicherweise war es mir nicht möglich, seine Type ausfindig zu machen; sie scheint verlorengegangen zu sein. Ich besitze jedoch ein Pärchen aus Ägypten, das exakt mit NAVAS' Beschreibung übereinstimmt. Da der Vergleich der Terminalien von Tieren der beiden Fundplätze volle Übereinstimmung zeigt, glaube ich im Recht zu sein, wenn ich die Art aus dem Iran zu *andresi* zähle.

Verbreitung: Ägypten, Südost-Iran.

### L i t e r a t u r

ACKER, T. S. (1960): The comparative morphology of the male terminalia of Neuroptera (Insecta). — Microentomology, Vol. 24, Nr. 2.

ESBEN-PETERSEN (1918): Neuropteren der inneren Sahara. — Archiv f. Naturg., 9. Heft, Abt. A.

HÖLZEL, H. (1965): Neue oder wenig bekannte Chrysopiden aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums (Chrysopidae, Planipennia). — Ann. Naturhist. Mus., Wien, 68.

TJEDER, B. (1936): Schwedisch-Chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas. — Arkiv f. Zoologi, Bd. 29 A, Nr. 8.

— (1954): Genital structures and terminology in the order Neuroptera. — Ent. Medd., Vol. 27.

Anschrift des Verfassers: Herbert Hölzel, Graz, Joanneumring 7, Österreich



# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. März 1966

Nr. 149

## *Pedicia rivosa* L. ♀ im Schwarzwald brachypter [*Pedicia rivosa mannheimsi*, n. ssp. (Limoniidae, Diptera)]

Von Erwin Lindner, Stuttgart

Mit 3 Abbildungen

### Die ersten Funde

30 Jahre führte in der Dipterensammlung des „Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart“ ein ♀ von *Pedicia rivosa* L. mit auffallend verkürzten Flügeln ein wenig beachtetes Dasein. Es wurde zunächst als eine individuelle Entwicklungshemmung gewertet, wie sie bei vielen Insekten, besonders bei Schmetterlingen, beobachtet werden kann, wenn sie während oder kurz nach dem Verlassen der Puppe gestört werden. Das Stück war am 7. V. 1915 im Kinzigtal im Schwarzwald von ARTHUR VON DER TRAPPEN<sup>1</sup> gefangen worden.

Am 6. VI. 1952 brachte Herr Dr. HORST JANUS aus dem Südschwarzwald (Lenzkirch) ein zweites solches ♀ mit; es war dem Nichtentomologen wegen seiner kurzen Flügel aufgefallen. War dieser zweite Fund eines brachypteren ♀ als solcher schon etwas Ungewöhnliches, so mußte ein gleichartiger dritter Fund, den Herr WILLI RICHTER am 17. IX. 1953 bei Klosterreichenbach im nördlichen Schwarzwald machte, vermehrt Aufsehen erregen. Es handelte sich diesmal um ein ♀, das offensichtlich alle Eier schon abgelegt hatte und das kaum noch lange lebensfähig gewesen wäre. Ich versuchte in den anschließenden Jahren ein paarmal, auf Exkursionen weiteres Material zu bekommen. *Pedicia rivosa* ist aber kein häufiges Tier; so blieb dieses Bemühen zunächst erfolglos.

Durch das Erscheinen einer Liste von Schwarzwald-Dipteren gewann ich Fühlung mit dem Autor dieser Veröffentlichung, Herrn PETER FRANK RÖSELER vom „Naturhistorischen Museum der Stadt Freiburg“. Auf ein Schreiben an ihn begab er sich am 21. VIII. 1964 in die Wutachschlucht im Südschwarzwald, mit dem Erfolg, daß er 7 ♂♂ und 1 ♀ und etwas später bei St. Blasien in Anzahl ♂♂ und ♀♀ erbeuten konnte. Alle ♀♀ waren brachypter.

Damit war die Tatsache, daß überhaupt alle ♀♀ im Schwarzwald in derselben Weise brachypter sind, kaum noch zu bezweifeln. Sie wurde von neuem bestätigt, als ich zusammen mit Dr. B. MANNHEIMS (Museum Alexander Koenig in Bonn) auf einer Schwarzwaldexkursion westlich des Ruhesteins im nördlichen Schwarzwald Ende Juni 1965 ebenfalls 3 Pärchen erbeuten konnte, deren ♀♀ alle brachypter waren, während die Flügel der ♂♂ voll entwickelt waren und diese keine Unterschiede von Individuen aus irgendwelchen Orten des weiten Verbreitungsgebietes der Art aufwiesen. Auch der Vergleich des Hypopygiums zeigte volle Übereinstimmung mit dem von ♂♂ anderer Herkunft. So ergab sich die erstaunliche Tatsache: *Pedicia rivosa* lebt im Schwarzwald in einer Form mit ausschließlich brachypteren ♀♀.

<sup>1</sup> ARTHUR VON DER TRAPPEN (1870—1946) war ein leidenschaftlicher Sammler, der besonders Koleopteren und Dipteren sammelte und seine Sammlung dem Museum in Stuttgart hinterließ.



Es ergibt sich daraus eine Reihe von Fragen. Zunächst wäre festzustellen, welches die Grenzen des Vorkommens dieser Subspezies sind. Ferner, gibt es irgendwo außerhalb des Schwarzwaldes brachyptere ♀♀ der Art? In welcher Form kommt sie z. B. in den Vogesen vor? Wie konnte das ansehnliche Insekt in seiner Schwarzwaldform so lange übersehen werden? Schließlich, was ist die Ursache der Flügelreduktion des ♀ von *Pedicia rivosa* im Schwarzwald?

Zur ersten Frage kann nur gesagt werden, daß die kurzflügeligen ♀♀ offenbar im ganzen Schwarzwald, nicht aber in einem Umkreis leben, der der Entfernung Stuttgarts vom Schwarzwald entspricht; Verfasser hat selbst ♀♀ aus nächster Nähe Stuttgarts (Vaihingen an der Enz) gesehen, die völlig normalflügelig waren. Dasselbe gilt für Belegstücke aus dem Böblinger Wald, die sich in unserem Museum befinden. Herr RÖSELER teilte in einem Brief mit, daß er überrascht gewesen sei, die kurzflügeligen ♀♀ auch in einem Rinnsal bei St. Loretto in Freiburg gefunden zu haben. Demnach könne die Form nicht als Gebirgstier bezeichnet werden, als welches er sie bisher angesehen habe.

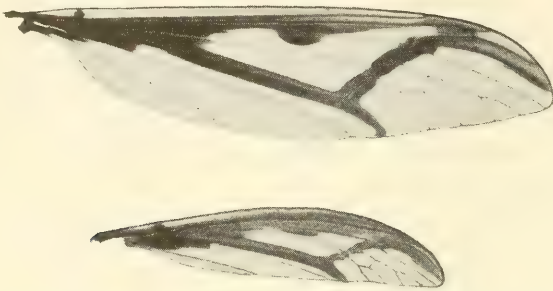


Photo GEORG KUBE

Abb. 1. *Pedicia rivosa mannheimsi* n. ssp. Flügel, oben ♂, unten ♀; Vergrößerung 3×.

In den Vogesen brachte eine Exkursion Mitte Juni kein Ergebnis.

Im Museum in Stuttgart-Ludwigsburg sind Exemplare der Art von verschiedenen Fundorten Württembergs, Bayerns (Sammlung ENGEL) und von anderen Orten, darunter auch ein ♀ von Ruhpolding, also auch aus dem Voralpengebiet. Ein ♀ besitzt das Museum aus dem Gebiet der Tschengla (SCHÄUFFELE leg.), also aus Vorarlberg, und die Sammlung ENGEL enthält ein ♀ vom Wattental in Tirol aus 1500 m. Alle sind normalflügelig. *Pedicia rivosa* dürfte nicht sehr tief in die Alpentäler eindringen und ist — durch ihre Larve in bestimmter Weise an das Wasser gebunden — kein eigentliches Gebirgstier. BEZZI führt sie in seinen „Studi sulla Ditterofauna delle Alpi italiane“ 1918 überhaupt nicht an.

Die Frage, wie die kurzflügelige Form im Schwarzwald so lange übersehen werden konnte, ist zum Teil schon mit der Feststellung beantwortet, daß diese unsere größte Limoniide nicht häufig ist. Außerdem kann sie bei flüchtiger Beobachtung leicht mit unserer größten Tipulide *Tipula maxima* Poda verwechselt werden, die im allgemeinen zum Teil denselben Biotop bewohnt. Außerdem gibt es wenige Sammler, die sich gerade mit solchen nematoceren Dipteren befassen.

Ehe wir die Frage zu beantworten versuchen, wie das Vorkommen dieser Schwarzwaldform erklärt werden könnte, ist es nötig, sich über die Flügelreduktion bei den Insekten überhaupt, wenigstens bei den Dipteren, zu unterrichten.

W. HACKMAN hat eine wertvolle Übersicht über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse „On reduction and loss of wings in Diptera“ 1964 gegeben. Zu diesem vielbehandelten Thema kommen immer wieder Beiträge über Neuentdeckungen hinzu.

Ist die Reduktion der Flügel innerhalb der großen Ordnung der Dipteren in vielen Familien doch eine weitverbreitete Erscheinung. Das Extrem ist der völlige Schwund, das Fehlen der Flügel, die Apterie. Zu ihr führen folgende Zwischenstufen:

**Brachypterie:** Die Flügel sind klein und erlauben in der Regel keinen Fluggebrauch.

**Stenopterie:** Die Flügel sind schmal. Es sind in der Hauptsache noch die Radialadern erhalten. Auch sie bedingt Flugunfähigkeit.

**Mikropterie:** Die Flügel sind nur noch als kleine Schüppchen entwickelt.



Photo GEORG KUBE

Abb. 2. *Pedicia rivosa mannheimsi* n. ssp. ♂; Vergrößerung 2×.

Abb. 3. *Pedicia rivosa mannheimsi* n. ssp. ♀; Vergrößerung 2×.

### Das Problem der Flügelreduktion, besonders bei Brachyceren

Bei den Familien der calyptraten brachyceren Dipteren spielt die Flügelreduktion keine Rolle, ausgenommen bei Formen, die weitgehend spezialisierte, blut-saugende Parasiten bei Warmblütern geworden sind, wie Hippobosciden, Nycteribiiden, Strebliden und Carniden. Sie sollen uns im Zusammenhang mit unserer Frage hier nicht weiter beschäftigen, ebensowenig wie zahlreiche termitophile und myrmecophile Phoriden, bei welchen es zu weitgehenden Anpassungen in der engsten Gemeinschaft mit ihren Wirten gekommen ist.

Auch die acalyptrate *Braula coeca* Nitzsch, die sogenannte Bienenlaus, ist voll an das Leben als Bienenparasit angepaßt und entbehrt der Flügel.

Immerhin sind auch bei Calyptraten Ansätze zu solch rückläufiger Entwicklung vorhanden. So enthält die Dexien-Gattung *Wagneria* (Parasiten von Noctuiden-Raupen) bezeichnenderweise in der alpinen *Wagneria alpina* Villen. eine brachyptere Art. Sie verwendet zwar ihre Flügel noch zum Flug; doch macht sie davon viel weniger Gebrauch als von den Beinen, die zu sprungartigen Bewegungen benützt werden.

Bei den Acalyptraten findet sich Flügelreduktion zu Brachypterie bis Apterie in den verschiedensten Familien. Einige scheinen durch ihre Lebensweise dazu prädestiniert, so vor allem zahlreiche Sphaeroceriden. Oft handelt es sich dabei, auch bei Phoriden, Ephydriden, Chloropiden, um Bewohner von Kleinhöhlen, von Räumen,

wie sie sich in der Waldstreu und in zerfallendem Holz bilden, sowie von Hohlräumen unter Steinen, Wohnungen von Kleinsäugern usw. Das sind auch Biotope von Nematoceren (Lycoriiden und Cecidomyiiden). Im allgemeinen sind dabei beide Geschlechter flügelreduziert; bei den Phoriden sind es aber nur die ♀♀. Die Bewohner von Großhöhlen zeigen wohl interessante Anpassungen, wie kleine Augen, lange Fühler und Beine usw., doch sind die Flügel meist kaum verkleinert. Bei einigen Lycoriiden ist das ♂ mit vollentwickelten Flügeln ausgerüstet, die ♀♀ sind es aber nur zum Teil, ein anderer Teil ist brachypter, und bei *Pnyxia scabiei* Hopk. (Lycoriide) kommen nebeneinander makroptere und brachyptere ♂♂ vor, während die ♀♀ immer apter sind.

Bei der nematoceren Bibionide *Penthetria holosericea* Meig. unserer Moore sind die Flügel beider Geschlechter reduziert, stärker die des ♂. Beide Geschlechter machen aber keinen Gebrauch von ihren Flügeln.

Abgesehen von den Kleinhöhlenbewohnern ist in der Regel nur das eine Geschlecht von der Flügelreduktion betroffen, besonders in den meisten Fällen nematocerer Dipteren, die uns hier im Zusammenhang mit dem Gegenstand dieser Arbeit beschäftigen müssen, also bei Lycoriiden, Tendipediden, Cecidomyiiden, vor allem aber Limoniiden und Tipuliden. Dabei ist es auch bei diesen Dipteren vorwiegend das ♀, das flügelreduziert ist. ILLIES hat gelegentlich der Untersuchung andinen Plecopteren-Materials bzw. einer Australien-Südamerika-Gruppe (A.-S.-Gruppe nach HENNIG) dieser Tiere festgestellt, daß es bei diesen ökologischen Spezialisten gerade umgekehrt ist, bei ihnen die ♂♂ brachypter sind.

Sehr bemerkenswert ist, daß bei manchen Arten nicht nur ein Dimorphismus, sondern ein Polymorphismus in bezug auf die Flügelbildung zu beobachten ist. BRAUNS hat dieser Erscheinung in einer natürlichen Population von *Conioscinella brachyptera* Zett. eine eingehende Darstellung gewidmet. Diese Chloropide lebt an der Nordseeküste in der Strandzone. Beide Geschlechter sind zum Teil makropter, zum Teil brachypter, und dazu ist der Grad der Reduktion jeweils verschieden. Ein ähnlicher Fall liegt bei der dimorphen Sphaeroceride *Ptermis nivalis* Halid. vor. Auch die Limoniide *Dicranota reducta tehamicola* Alex. aus Kalifornien zeigt in beiden Geschlechtern makroptere, stenoptere und mikroptere Individuen.

### Das Problem der Flügelreduktion, besonders bei Nematoceren

Hier erscheint uns besonders das Studium der Limoniiden und der mit ihnen verwandten großen Familie der Tipuliden wichtig. In beiden Familien sind Arten mit reduzierten Flügeln bekannt. Wie erwähnt, trifft dies meist für das ♀ zu; doch ist bei einigen Arten das Umgekehrte der Fall, und es gibt auch Arten, bei welchen beide Geschlechter ± flügelreduziert sind. Bei der Limoniide *Molophilus ater* Meig. ist das ♂ brachypter, das ♀ normalflügelig. Die Gattung *Chionea* ist in beiden Geschlechtern flügellos, in Anpassung an ein Imaginalleben bei niedriger Temperatur. BYERS hebt hervor, daß die Flügel für das Leben eines Insekts bei solchen Temperaturen von geringer Bedeutung wären.

Das Klima und besonders die Windverhältnisse spielten bei der Deutung der Flügelreduktion hauptsächlich seit dem Bekanntwerden vieler flügelloser Insekten von subantarktischen Inseln (Kerguelen-Inseln, Juan Fernandez, Tristan da Cunha u. a.) eine große Rolle und waren für die Auslese auf den Inseln als verantwortlich betrachtet worden. Auch HUXLEY (1943) hielt den Wind für den Faktor, dem die Häufung von flügellosen Arten auf den Inseln zuzuschreiben sei; der Wind sollte die geflügelten Formen ins Meer geblasen haben. Gerade bei den Vorkommen auf den subantarktischen Inseln handelt es sich um Vertreter der verschiedensten Familien. Von Nematoceren erwähnen wir hier nur *Zalusia falclandica* Enderl. 1906 (nach ALEXANDER wahrscheinlich eine *Dicranomyia*) von Port Darwin (Falkland-Inseln); sie ist brachypter. Flügelreduzierte Arten kommen aber auch auf Inseln des Pazifischen Ozeans (Guam) vor,



und WIRTH (1955, 1957) hebt hervor, daß die flügelreduzierten Ephydriden auf Juan Fernandez im dichten Wald leben und nicht in der Nähe des sturmgepeitschten Strandes.

Für die Verbreitung der Insekten ist der Wind im allgemeinen nicht von der Bedeutung, die man ihm zuschreiben möchte. Sonst wäre es wohl nicht denkbar, daß z. B. makroptere Schmetterlinge (Rhopalocera) in den Alpen auf benachbarten Gebirgsstöcken sich zu Kleinrassen entwickeln konnten (FRUHSTORFER).

Bei der im ♀ Geschlecht brachypteren *Tipula carinifrons* Holmgr., die von Nowaya Zemlya längs der nordasiatischen Küste bis Alaska vorkommt, zeigen die Formen auf dem Weg von der terra typica bis Alaska in verschiedenen ssp. (ssp. *violoviitschi* Savt. von den Kurilen) verschiedene Grade der Flügelreduktion (TJEDER 1963). Von der im ♂ Geschlecht flügelreduzierten Limoniide *Tricyphona hannai* Alex. von den Pribilof-Inseln (♀ unbekannt) wurde eine Subspezies *hannai antennata* Alex. mit makropteren ♂♂ (♀ nach TJEDER stark brachypter) von Alaska beschrieben. Auch die Limoniide *Dicranomyia lindrothi* Tjeder von Alaska ist im ♂ Geschlecht (und wahrscheinlich auch im unbekannten ♀) mikropter.

Unsere *Tipula pagana* Meig. ist im ♀ Geschlecht brachypter; die englische ssp. *T. pagana holoptera* Edw. dagegen ist in beiden Geschlechtern makropter.

Formen mit Flügelreduktion treten zahlenmäßig wohl für subarktische und subantarktische Inseln und an den subarktischen Festlandküsten hervor; sie kommen aber auch an den polnahen Küsten der Südkontinente vor; und wer die Wirkungen des zirkumpolaren Windes z. B. in Kapstadt beobachtet, dürfte ohne weiteres geneigt sein, auch hier das Vorhandensein flügelreduzierter Arten, wie der Tipulide *Longurio chionoides* (Alex.) (mikropter in beiden Geschlechtern) vom Fuße des Tafelberges letzten Endes auf seinen Einfluß zurückzuführen. Andere Arten der Gattung sind sowohl in Südafrika wie in Südamerika normalflügelig.

So sind wohl ähnliche extreme Lebensbedingungen Ursache für das Vorkommen der Limoniiden *Dicranomyia geyserensis* Alex. mit makropteren ♂♂ und brachypteren ♀♀ und der flügelreduzierten *Limonia (Alexandriaria) phalangoides* Alex. aus 2500 m im Yellowstone National Park und ebenso für die in beiden Geschlechtern mikroptere *Dicranomyia reductissima* Alex. aus 4000 m in Osttibet.

Wenn dagegen auf einer der Kanarischen Inseln, auf Gran Canaria, eine *Tipula lesnei* Pierre mit mikropterm ♀ lebt, so steht das scheinbar in Widerspruch mit den Beobachtungen der meist flügelreduzierten Formen in Kältegebieten. Hier ist jedoch offenbar das extrem trockene Lebensgebiet von derselben evolutionären Wirkung gewesen. Die Art gehört zu Formen, bei welchen der Ovipositor zur Unterbringung der Eier hartes Erdreich zu durchdringen hat (HEMMINGSEN).

### Flügelreduktion bei Limoniiden und Tipuliden im Hochgebirge

Neben den Inseln des Ozeans und den Küsten der polnahen Gebiete sind es die Hochgebirge, aus welchen viele Formen mit Flügelreduktion bekannt geworden sind, vor allem Limoniiden und Tipuliden. Leider hat MANI (1962), was die Dipteren betrifft, in seinem Werk über den Nordwest-Himalaya nicht viel an Tatsachen beitragen können.

Es ist bekannt, daß in den Alpen, mit ihrer reichen Tipulidenfauna, z. B. 6 Tipuliden mit brachypteren ♀♀ leben, und zwar ausschließlich in verschiedenen Gebirgsstöcken der Südalpen. Sie sind als Eiszeitrelikte gedeutet. Alle gehören dem Subgenus *Vestiplex* an. Sie kommen nur in diesen besonders begünstigten Refugien in den Südalpen vor und haben sich seit dem Ende der Eiszeit nicht weiter ausbreiten können.

In den zentralafrikanischen Hochgebirgen lebt eine ganze Anzahl von Tipuliden und Limoniiden, die im ♀ Geschlecht oder sogar in beiden Geschlechtern flügelreduziert sind. Es hat den Anschein, als käme es dann zur Reduktion in beiden Geschlechtern, nicht nur im weiblichen, wenn die Lebensbedingungen besonders ungünstige würden, wie das auf dem Kibo, in der Hochregion des Kilimandjaro beobachtet werden konnte. In der kalten,

feuchten, in Nebel gehüllten Region müssen Flügel für Tipuliden als ein leicht entbehrlicher Luxus angesehen werden. Von *Tipula asbolodes* Speis. hatten SPEISER aus der Ausbeute SJÖSTEDTS (1905/06) 10 stenoptere ♀♀ vorgelegen. Ich selbst fing die Art in großer Zahl, jedoch nur im männlichen Geschlecht; die Suche nach den ♀♀ im Baum-Ericaceenwald blieb leider erfolglos. Auch von *Tipula capnioneura* Speis. konnte ich nur wenige ♂♂ und kein ♀ (nach SPEISER mikropter) erbeuten, von *T. eumecacera* Speis. nur ♂♂ (SPEISER lagen 21 ♂♂ SJÖSTEDTS vor); das ♀ dieser Art dürfte ebenfalls flügelreduziert sein, und dasselbe dürfte für *T. flagellicurta* Mannh. zutreffen, von der ich nur 4 ♂♂ sammeln konnte. Hingegen trat in einer Höhe von 3500 m *Tipula curtispennis* Mannh. auf, die im männlichen Geschlecht mikropter ist; sie lief wie ein Weberknecht auf der Erde. Wahrscheinlich ist das ♀ ebenfalls mikropter. MANNHEIMS hat die Tiere auf Grund des Hypopygialbaues als dem Subgenus *Tipula* zugehörig erkannt; sie sehen auffallend „schmalbrüstig“ aus; sie entbehren der Flügel und somit auch der Flügelmuskulatur. Die vorher erwähnten Arten leben im Gegensatz zu *T. curtispennis* in der Region der Baum-Erica und einer üppigen Moosvegetation, wo auch die interessante, in beiden Geschlechtern stenoptere *Limonia oresitropa* Speis. nicht selten ist.

Offenbar sind die Häufung dieser Formen in den zentralafrikanischen Hochgebirgen — es gehören dazu auch die mikro- bis makroptere *Tipula lobeliae* Alex. und *Limonia buxtoniana* Alex. mit reduzierten Flügeln vom Ruwenzori — und ebenso das Vorkommen am Kap der Guten Hoffnung auf ähnliche klimatische und ökologische Faktoren zurückzuführen. Es ist wohl nicht nur der Wind, sondern eine ganze Anzahl von Faktoren, die das Erscheinungsbild der Biocoenose prägen. Man möchte unwillkürlich von einem Komplex von „Unwirtlichkeitsfaktoren“ sprechen, die zusammen oder gesondert wirksam werden können. Dies drängte sich mir auf, als ich allerdings in erster Linie den eisigen Wind am Kap der Guten Hoffnung an manchen Frühlingstagen und auf dem Kibo die tiefen Nachttemperaturen, den fast täglichen Regen in der Wolkenzone, Schneeschauer und Nebel, den niedrigen Sauerstoffgehalt der Luft und den seltenen Sonnenschein selbst verspüren durfte, Verhältnisse, unter denen man sich schwerlich größere geflügelte Insekten vorstellen kann. In 3500 m flogen wohl bei Sonnenschein einige sehr interessante Dipterenformen, aber Tag-schmetterlinge z. B. — ihre Artenzahl ist am Kibo überhaupt gering — sind bis auf einen kleinen, bescheidenen Bläuling (*Cupido aequatorialis* E. Sharpe) in dieser Höhe längst zurückgeblieben.

### *Pedicia rivosa* im Schwarzwald Eiszeitrelikt

Dieses Bild darf wohl mit dem verglichen werden, das der Schwarzwald während der Eiszeit geboten haben mag. Wie die Alpen trug er seinen Gletscher, und Fauna und Flora waren reduziert auf die geschützten und einigermaßen günstig besonnten Täler. Die Pollenanalyse (KARL BERTSCH und seine Schule) hat ergeben, daß in diesen Tälern während der Würmeiszeit von unseren Bäumen höchstens Birke und Kiefer lebten, während Weißtanne, Eiche, Linde, Ahorn, Ulme usw. nicht vorkamen und Buche und Tanne damals höchstens im Westen Europas unter dem mildernden Einfluß des Atlantiks gediehen und erst allmählich während der Nacheiszeit von Westen einwanderten. Die Schneegrenze in den Alpen und Voralpen war bei etwa 1000 m, die Baumgrenze der Bergkiefer lag bei etwa 500 m, die der Fichte bei 200 m, die der Waldkiefer bei 150 m und die der Birke bei 100 m. Die Werte für Eiche, Linde, Ahorn, Ulme und auch für die Weißtanne lagen unter Null. Sie waren also nördlich der Alpen im mitteleuropäischen Raum überhaupt nicht mehr vorhanden. Das Schicksal der Flora teilte die Fauna. Mit dem Verschwinden der Baumvegetation, an deren Stelle eine Tundra getreten war, hatte sich sicherlich auch der Lebensraum für ein Insekt wie *Pedicia rivosa* derart verändert, daß es mit den Bäumen, die ihm Schatten und mit ihrem Humus die Nahrung für die Larve spendeten, aussterben bzw. sich zurückziehen



mußte. Mit den Pflanzen konnte es während der Nacheiszeit wieder einwandern. Die Form des Schwarzwaldes mit ihren brachypteren ♀♀ war wohl vor der Katastrophe an die Bedingungen während der Eiszeit so angepaßt, daß sie in ihren Refugien standhalten konnte, und vielleicht hat sie sich während der Postglazialzeit horizontal ausgebreitet. Sie ist somit als Eiszeitrelikt anzusprechen. Mit der Stammform hat sie sich offenbar nicht vermischt, und es bleibt rätselhaft, daß diese während der vergangenen 10 000 Jahre nicht in die Schwarzwaldtäler eingewandert ist und sich mit der Subspezies nicht vermischt hat. Besitzen wir doch aus den Alpen Einzelstücke immerhin aus einer Höhe bis zu 1500 m. Es wird eine Aufgabe der Zukunft sein, die Grenze des Vorkommens der Stammform rings um den Schwarzwald festzustellen und nachzuforschen, wo und wie sich beide Formen begegnen.

### Benennung

Ein sorgfältiger Vergleich der Schwarzwaldform mit ihrer Stammform hat ein einziges Differentialmerkmal ergeben, eben die konstante Brachypterie des ♀ der Schwarzwaldform im Gegensatz zur vollen Flügelentwicklung der ♀♀ bei *Pedicia rivosa* L. Die markante Flügelzeichnung ist bei beiden übereinstimmend; ebenso zeigte die Untersuchung des Hypopygs keinen Unterschied. Noch scheinen die Schwarzwaldtiere etwas dunkler in der Färbung zu sein, doch konnte ich sie nur mit älteren Sammlungstieren anderer Herkunft vergleichen, die wahrscheinlich durch die Jahre etwas ausgebleicht sind; sie stecken alle seit mindestens 20 Jahren in der Sammlung.

Ich benenne diese interessante neue Form

### *Pedicia rivosa mannheimsi* n. ssp.

zu Ehren meines lieben Freundes Dr. BERNHARD MANNHEIMS, des ausgezeichneten Kenners der Dipterenfamilien der Blepharoceriden, Tipuliden und Limoniiden, dem ich zu Dank verpflichtet bin für viele gemeinsame Fahrten und auch für die Schwarzwaldfahrt, welche die Entdeckung dieses neuen Schwarzwaldtieres zum Ergebnis hatte.

Wenn ich oben von einer Aufgabe für die Zukunft sprach, so muß ich leider den Zweifel aussprechen, ob eine solche Erforschung noch möglich sein wird. Zwar ist wohl nicht anzunehmen, daß Sammler das Insekt ausrotten könnten, doch besteht die Gefahr, daß die wenigen Biotope zerstört werden. War doch vor kurzem in der Tagespresse zu lesen, daß von hoher Stelle die Notwendigkeit verkündet wurde, „die letzte Quelle“ des Schwarzwaldes für die Versorgung der auch hier bedauerlich zunehmenden Übervölkerung zu fassen. Würde das geschehen, so wären die Lebensbedingungen für die im Wasser bzw. Schlamm lebenden Larven der *Pedicia* zerstört.

### Literatur

- BRAUNS, A., 1938. Die Flügelrückbildung bei der Strandfliege *Conioscinella brachyptera* Zett. (Dipt. Chloropidae) und die Beziehungen zur Ausbildung der Flügelsinneskuppeln. — Zool. Anz. Bd. 123, S. 218—294.
- HACKMAN, W., 1964. On reduction and loss of wings in Diptera. — Notulae Entom. XLIV, p. 73—93.
- HEMMINGSSEN, A. M., 1958. Adaption in *Tipula (Lunatipula) lesnei* Pierre to the dry climate of Gran Canaria. — Vidensk. Medd. dansk naturh. For. Kbh. Bd. 120, S. 207—236.
- ILLIES, J., 1964. Die Plecopteren-Unterfamilie Andiperlinae. — Zool. Anz. Bd. 172, S. 37—48.
- LINDNER, E., 1958. Ostafrikan. Limoniiden (Dipt.). — Stuttgarter Beitr. z. Naturk. Nr. 13.
- MANNHEIMS, B., 1961. Afrikanische Tipuliden (Dipt.). — Stuttgarter Beitr. z. Naturk. Nr. 60.
- SPEISER, P., 1910. Wiss. Ergebn. d. Schwed. Zool. Exp. n. d. Kilimandjaro . . . 1905—1906 (Y. Sjöstedt), Bd. II, 10. Dipt., S. 31—112.
- TJEDER, B., 1963. Three subapterous crane-flies from Alaska (Dipt., Tipulidae). — Opuscula Entom. Bd. XXVIII, Lund, S. 229—241.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Erwin Lindner, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3





# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. April 1966

Nr. 150

## *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein?

(Diptera: Muscidae)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 6 Abbildungen



574.0643

S 937

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß der morphologische Unterschied zwischen den im Baltischen Bernstein vorkommenden Insektenarten und ihren rezenten Verwandten oft nur sehr gering ist. Aber nur in sehr wenigen Fällen sind gar keine Unterschiede gefunden worden. Als Beispiel dafür, daß rezente Arten schon im Bernstein vorkommen, werden nur *Euthyrrhapha pacifica* Coqu. (Blattidae), *Tetracha carolina* L. (Cicindelidae), *Nemadus colonoides* Kr. (Silphidae), *Petiolaria anomala* Blood & Kryger (Mymaridae) und *Polyxenus lagurus* L. (Myriopoda) genannt. Der Beweis, daß sich die Nachkommen einer Art aus der Bernsteinzeit bis zur Gegenwart tatsächlich überhaupt nicht verändert haben, ist allerdings sehr schwer zu führen; denn es gibt ja auch in der rezenten Fauna ganze Gruppen von Arten, die nur schwer und nur etwa mit Merkmalen des männlichen Kopulationsapparates voneinander zu unterscheiden sind. Eine so genaue Untersuchung ist aber auch bei den am besten erhaltenen Bernsteineinschlüssen im allgemeinen nicht möglich. Man muß daher immer damit rechnen, daß selbst bei genauester Übereinstimmung in allen erkennbaren Merkmalen verborgene Unterschiede vorhanden sein könnten.

Noch wichtiger ist aber eine andere Überlegung: Selbst wenn sich zeigen sollte, daß in zahlreichen Merkmalen zwischen einer bestimmten Art A der Bernsteinzeit und einer bestimmten rezenten Art a vollkommene Übereinstimmung besteht, würde man nicht ohne weiteres schließen dürfen, daß die Art a alle rezenten Nachkommen der Bernsteinart A umfaßt. Es könnte ja doch sein, daß andere Nachkommen der Art A ihre Merkmale so verändert haben, daß sie in der Gegenwart nicht nur verschiedene Arten b, c, d ... bilden, sondern in einem System, das nach der morphologischen Ähnlichkeit klassifiziert, sogar in verschiedene Gattungen gestellt werden (vgl. dazu Abb. 1 bei HENNIG 1965 b). Um zu entscheiden, ob diese Möglichkeit gegeben ist oder nicht, hat man zu untersuchen, ob die Übereinstimmung zwischen den Bernsteinfossilien A und der rezenten Art a ausschließlich ursprüngliche Merkmale betrifft oder ob auch Übereinstimmungen in (im Vergleich zu den Merkmalen anderer Arten: b, c, d ...) abgeleiteten Merkmalen vorhanden sind, die es unmöglich oder mindestens unwahrscheinlich machen, daß außer der Art a auch andere rezente Arten, b, c, d ..., von der Bernsteinart A abstammen.

Solche Untersuchungen sind meines Wissens bei keiner der oben genannten Arten aus dem Bernstein, die mit rezenten Arten identisch sein sollen, durchgeführt worden.

Bei dem nachstehend beschriebenen Männchen aus dem Baltischen Bernstein lassen sich keine Merkmale feststellen, die von denen der rezenten Art *Fannia scalaris* Fabr. verschieden wären. Das ist deswegen so bemerkenswert, weil die Übereinstimmung zwischen dem Männchen aus dem Bernstein und denen der rezenten Art *F. scalaris*

auch wenigstens zwei (im Vergleich zu sämtlichen Fanniinae) abgeleitete Merkmale betrifft, von denen man kaum annehmen kann, daß sie bei denjenigen Arten, denen sie fehlen, verlorengegangen sind.

Diese beiden Merkmale sind die Hakenborsten an der Mittelhüfte ( $cx_2$ ) und der auffällige Höcker auf der Innenseite der Mittelschiene ( $t_2$ ). Beides sind sekundäre Geschlechtsmerkmale, die nur beim Männchen vorhanden sind.

Die Hakenborsten der Mittelhüften sind an sich nicht auf *Fannia scalaris* beschränkt, sie kommen auch bei anderen Arten der *scalaris*-Gruppe vor, zu der nach CHILLCOTT (1960) etwa 15 rezente Arten gehören. Wahrscheinlich sind sie in dieser *scalaris*-Gruppe entstanden. Auch CHILLCOTT führt sie in seiner Übersicht der bei den Fanniinae auftretenden Merkmale unter den abgeleiteten („advanced“) Merkmalen an. Die betreffenden Borsten fehlen bei einigen Arten der *scalaris*-Gruppe („*incisura*-Komplex“), und CHILLCOTT nimmt wohl mit Recht an, daß sie hier primär fehlen und nicht etwa sekundär verlorengegangen sind.

*Fannia scalaris* ist die einzige Art der Fanniinae, bei der drei solche Hakenborsten vorhanden sind (vgl. Textfig. 6 bei HENNIG 1955). Bei dem Männchen aus dem Bernstein ist allerdings nur eine zu erkennen. Das liegt aber daran, daß die Region der Mittelhüften hier weitgehend durch die darüber liegenden Tarsen verdeckt ist (Abb. 1 A). Aus der Lage der erkennbaren Borste muß man aber schließen, daß es nicht diejenige

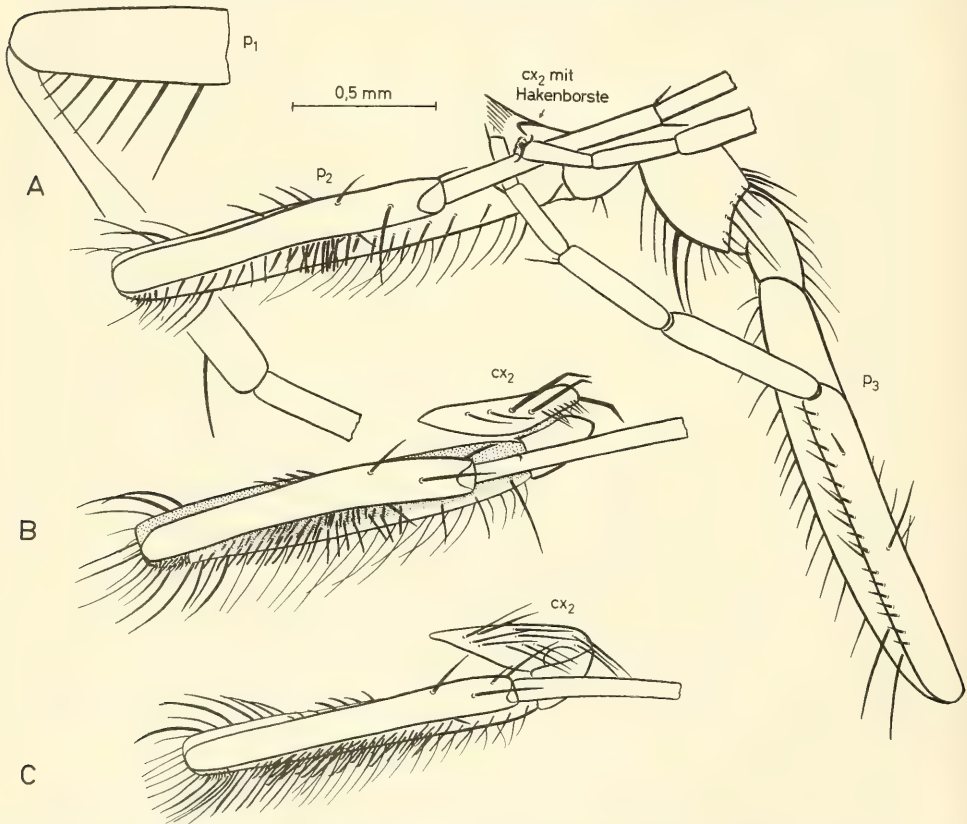


Abb. 1. A: Beine der rechten Körperhälfte des Männchens von *Fannia scalaris* aus dem Bernstein. B: Rechtes Mittelbein ( $p_2$ ) eines rezenten Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. C: Rechtes Mittelbein ( $p_2$ ) eines Männchens von *Fannia coracina* Loew (rezent). In den Teilfiguren B und C (rezente Exemplare) ist das Mittelbein ungefähr in der gleichen Lage gezeichnet wie bei dem Exemplar aus dem Baltischen Bernstein (Teilfig. A).



Borste ist, die bei den meisten Arten der *scalaris*-Gruppe als einzige vorhanden ist und die am Ende der Mittelhüften steht („1“ in Textfig. 6 bei HENNIG 1955), sondern eine der beiden Borsten (wahrscheinlich „3“) am Außenrande der Hüfte, die nur bei *scalaris* vorkommen.

*Fannia scalaris* und *F. coracina* Loew (eine andere Art der *scalaris*-Gruppe) sind auch die beiden einzigen Arten, nicht nur der *scalaris*-Gruppe, sondern der rezenten Fanniinae überhaupt, bei denen in der Distalhälfte der Mittelschiene auf der Innenseite ein charakteristischer Höcker vorhanden ist. Der Höcker von *coracina* (Abb. 2 C) unterscheidet sich allerdings ein wenig von dem von *scalaris* (Abb. 2 B). Bei dem Männchen aus dem Bernstein stimmt der Höcker (Abb. 2 A) bis in die feinsten Einzelheiten des Umrisses und der Bedörmelung mit dem von *scalaris* (Abb. 2 B) überein. Übrigens fehlen bei *F. coracina* die Hakendornen an den Mittelhüften, die bei *scalaris* wie bei dem Männchen aus dem Bernstein vorhanden sind.

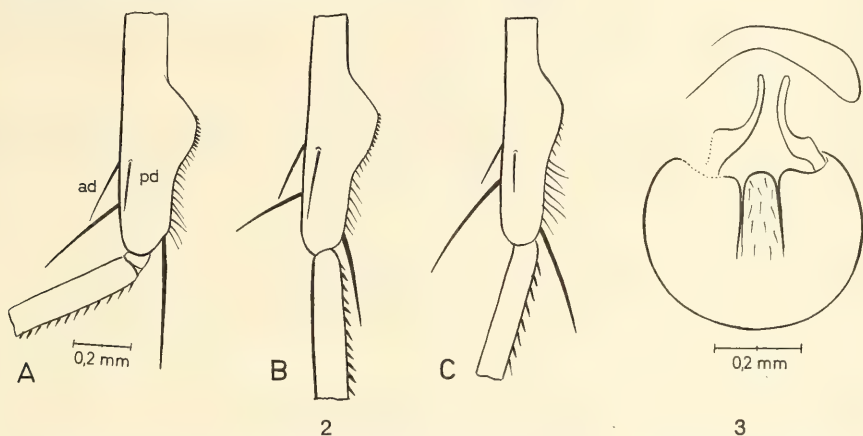


Abb. 2. Endabschnitt der Mittelschiene ( $t_2$ ) des Männchens von *Fannia scalaris* Fabr.  
(A: aus dem Bernstein, B: rezent).

Abb. 3. Hypopygium des Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. aus dem Bernstein.

Weiterhin ist für *scalaris* auch eine bestimmte Differenzierung der Beborstung auf der Unterseite der Mittelschenkel ( $f_2$ ) charakteristisch, die, soweit erkennbar, in ganz gleicher Weise bei dem Männchen aus dem Bernstein, nicht aber bei *F. coracina* vorhanden ist (Abb. 1). Daß die Übereinstimmung zwischen dem Bernsteinfossil und den rezenten Männchen von *Fannia scalaris* auch in den anderen erkennbaren Merkmalen besteht, geht aus der weiter unten folgenden Beschreibung hervor.

Völlige Sicherheit darüber, daß zwischen der Art (Fortpflanzungsgemeinschaft), zu der das vorliegende Männchen zur Bernsteinzeit gehört hat, und der rezenten *Fannia scalaris* Fabr. wirklich keinerlei Unterschiede bestanden haben, und daß sich das Männchen aus dem Bernstein, wenn man es zum Leben erwecken könnte, wirklich in die von den rezenten Individuen der *Fannia scalaris* gebildete Fortpflanzungsgemeinschaft einfügen würde, läßt sich natürlich nicht gewinnen. Es sind bei dem Bernsteinfossil ja auch nicht alle Merkmale (z. B. Färbung und Bestäubung) erkennbar, an denen sich möglicherweise Unterschiede zeigen könnten. Aber die Unterschiede würden, wenn sie überhaupt vorhanden sind, doch nur äußerst geringfügig sein.

Ebensowenig läßt sich streng „beweisen“, daß die rezente Art *Fannia scalaris* wirklich die Nachkommenschaft derjenigen Art umfaßt, zu der das Männchen aus dem Bernstein zu seiner Zeit gehört hat. Aber die Wahrscheinlichkeit ist so groß wie sie, den Umständen nach, nur immer sein kann. Es läßt sich kaum ein Fall denken, in dem eine solche Annahme mit größerer Sicherheit begründet werden könnte.

Ebenso groß ist die Wahrscheinlichkeit, daß außer *scalaris* keine andere bekannte rezente Art zur Nachkommenschaft der in Frage stehenden Art aus der Bernsteinzeit gehört. Man müßte sonst annehmen, daß die speziellen Differenzierungen der Mittelbeine, die für die Bernsteinart so charakteristisch sind, zwar bei einigen ihrer Nachkommen (nämlich *scalaris*) erhalten, bei anderen aber verlorengegangen sind. Das ist sehr unwahrscheinlich.

*Fannia scalaris* ist eine sehr euryöke Art, deren Larven unter den verschiedensten Bedingungen leben können: Sie sind in Dünger, in Pilzen, in Wespen- und Vogelnestern, in toten und noch lebenden Landschnecken sowie in Schmetterlingsraupen gefunden worden. Die weite Verbreitung, die sie allerdings wohl sicher zum Teil der Verschleppung durch den Menschen verdankt, zeigt auch, daß die Art unter sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen leben kann. Sie ist von der Nordküste Skandinaviens bis nach Nordafrika und den Kanarischen Inseln verbreitet. Man kann sich unschwer vorstellen, daß eine solche Art die Veränderungen langer Zeiträume überdauern kann, ohne sich selbst zu verändern. *Fannia scalaris* ist wahrscheinlich ein „successful universalist“ im Sinne von MAYR (1959).

Außerhalb der paläarktischen Region ist *Fannia scalaris* auch in Südastralien, in Südafrika und im südlichen Südamerika, nicht aber in den eigentlichen Tropen gefunden worden. Wenn man annehmen darf, daß eine Art, die sich seit der Bernsteinzeit in ihren morphologischen Merkmalen nicht im geringsten verändert hat, auch in ihren ökologischen Ansprüchen unverändert geblieben sein wird, dann muß man schließen, daß sie auch während der Bernsteinzeit nicht in Gebieten mit tropischem Klima gelebt haben dürfte. Mit der Annahme, daß im Bernsteinwalde ein subtropisches oder warm gemäßigtes Klima herrschte (ANDER 1942, p. 43), ist dagegen die heutige Verbreitung von *Fannia scalaris* wohl verträglich.

Der Nachweis von *Fannia scalaris* oder doch jedenfalls einer Art der *scalaris*-Gruppe im Baltischen Bernstein ist von großer Bedeutung, weil er (von den Glossinidae und Pupipara abgesehen) der einzige Fossilfund aus der Familie Muscidae s. l. (im Sinne von HENNIG 1965 a) ist, mit dem sich etwas anfangen läßt. Er bestätigt zunächst die Annahme, daß das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Fanniinae und den übrigen „Unterfamilien“ der Muscidae zur Bernsteinzeit bereits bestanden haben muß. Die Zugehörigkeit des Bernsteinfossils zu einer relativ untergeordneten Artengruppe der Fanniinae spricht sogar dafür, daß dieses Schwestergruppenverhältnis schon verhältnismäßig lange vor der Bernsteinzeit entstanden sein muß. Die Annahme, daß die Fanniinae, ebenso wie die übrigen „Unterfamilien“ der Muscidae, eher den Familien als den Unterfamilien der sogenannten Acalyptratae und der Säugetiere entsprechen (HENNIG 1965 a), ist demnach gut begründet.

Interessant ist auch eine andere Frage, auf die der Bernsteinfund einiges Licht wirft. Von den beiden Schwestergruppen, die man bei den Muscidae unterscheiden muß, umfassen die Fanniinae etwas über 200, die übrigen Muscidae aber wahrscheinlich mehr als 3000 beschriebene rezente Arten. Dieses Verhältnis wird sich auch durch künftige Neubeschreibungen nicht entscheidend ändern. Daraus ergibt sich die Frage, wie die so verschiedene Artenzahl der beiden Schwestergruppen zu erklären ist. Den Teilgruppen der Fanniinae (die auch und sicherlich richtiger als Familie bezeichnet werden) spricht man im allgemeinen nur den Rang von Gattungen oder Artengruppen einer einzigen Gattung zu, während man bei den Muscidae s. str. mehrere Unterfamilien und Tribus unterscheidet, von denen einige mehr Arten umfassen als die gesamten „Fanniinae“.

Sind nun die Teilgruppen („Gattungen“ und „Artengruppen“) der Fanniinae ebenso alt wie die „Unterfamilien“ der Muscidae s. str. und haben sie innerhalb einer gleich langen Entwicklungszeit nur entsprechend weniger Arten hervorgebracht als diese oder sind etwa alle rezenten Arten der Fanniinae auf eine gemeinsame Stamm-

art zurückzuführen, die in viel späterer Zeit gelebt hat als die Stammarten der einzelnen Unterfamilien der Muscidae s. str.? In diesem Falle würde die Gesamtheit der rezenten Fanniinae, obwohl diese als Gesamtgruppe natürlich genauso alt sind wie ihre Schwestergruppe, die Muscidae s. str., doch nur einer Teilgruppe der Muscidae s. str. mit wahrscheinlich ähnlicher Artenzahl entsprechen, und man müßte, um den großen Unterschied in der Zahl der rezenten Arten bei den Fanniinae und den Muscidae s. str. zu erklären, annehmen, daß bei den Fanniinae im Gegensatz zu den Muscidae s. str. viele der in älterer Zeit (d. h. vor der Zeit, in der die letzte gemeinsame Stammart aller rezenten Arten lebte) entstandenen Arten ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Um von dem Bernsteinfunde her zu dieser Frage Stellung zu nehmen, müßte man die Stellung von *Fannia scalaris* im Stammbaum der Fanniinae mit hinreichender Genauigkeit kennen. CHILLCOTT (1960) hat einen Stammbaum („Dendrogram of relationships“) der Fanniinae entworfen, mit dem ich mich schon an anderer Stelle (1965 a) auseinandergesetzt habe. Die Annahme, daß zwischen der *canicularis*-Gruppe (einschließlich der „Gattungen“ *Platycoenosia*, *Piezura* und *Euryomma*) und den übrigen Arten der Gattung *Fannia* (einschließlich der „Gattung“ *Coelomyia*) ein Schwestergruppenverhältnis besteht, ist zwar nicht völlig sicher begründet, aber doch recht wahrscheinlich. Dieses Schwestergruppenverhältnis müßte, da der Bernsteinfund zu einer der beiden Schwestergruppen gehört, bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sein.

In der zweiten Gruppe, die alle Fanniinae mit Ausnahme der *canicularis*-Gruppe umfaßt, unterscheidet CHILLCOTT wiederum zwei engere Schwestergruppen, die allerdings weniger gut begründet sind. Da aber eine der beiden von CHILLCOTT angenommenen Schwestergruppen die *scalaris*-Gruppe ist, zu der das vorliegende Bernsteinfossil gehört, ergibt sich zwangsläufig, daß dann, wenn wir annehmen, daß CHILLCOTTS Diagramm unrichtig ist, die Zahl der monophyletischen Teilgruppen der Fanniinae, die schon zur Bernsteinzeit existiert haben müssen, größer anzusetzen wäre als dann, wenn wir unterstellen, daß CHILLCOTTS Verwandtschaftsdiagramm richtig ist.

Die *scalaris*-Gruppe selbst umfaßt nach CHILLCOTT etwa 15 rezente Arten. Da von der Bernsteinart wohl die rezente Art *scalaris*, schwerlich aber alle rezenten Arten dieser Gruppe abgeleitet werden können (mindestens nicht der *incisura*-Komplex), muß man annehmen, daß selbst diese kleine *scalaris*-Gruppe zur Bernsteinzeit bereits mit mehreren Arten vertreten war, die zu Stammarten verschiedener rezenter Arten bzw. Arten-Komplexe dieser Gruppe geworden sind. Man kann natürlich von dem Alter der *scalaris*-Gruppe und ihrer Teilgruppen nicht ohne weiteres auf andere Gruppen schließen, von denen keine Funde aus dem Bernstein vorliegen. Es wäre aber recht merkwürdig, wenn nicht wenigstens für die eine oder andere Artengruppe dasselbe gelten sollte wie für die *scalaris*-Gruppe. Am wahrscheinlichsten ist das wohl für die *canicularis*-Gruppe.

CHILLCOTT (1960) hat auch einige Vorstellungen über die Ausbreitungsgeschichte der Fanniinae entwickelt. Er vertritt die Ansicht, daß der älteste Faunenaustausch zwischen der paläarktischen und der nearktischen Region, an dem schon einige wenige Artengruppen beteiligt waren, im späten Eocän stattgefunden hat. Diese Annahme steht in Einklang mit der aus dem Bernsteinfund abgeleiteten Folgerung, daß die Fanniinae im späten Eocän tatsächlich schon in einige Artengruppen — die Mindestzahl, zu der wir gezwungen werden, wenn wir das Verwandtschaftsdiagramm CHILLCOTTS zugrunde legen, ist 4 — aufgespalten waren.

Wir werden also von verschiedenen Erwägungen her zu der Annahme gezwungen, daß mindestens einige Artengruppen der Fanniinae ihrem Alter nach den „Unterfamilien“ der Acalyptatae und den „Familien“ der Säugetiere entsprechen. Die Systematik wird eines Tages Folgerungen aus dieser Erkenntnis ziehen müssen, zumal



CHILLCOTT gezeigt hat, daß die gegenwärtige Gattungseinteilung der Fanniinae die Verwandtschaftsverhältnisse nicht richtig zum Ausdruck bringt und die „Gattung“ *Fannia* des gegenwärtigen Systems ohne Zweifel eine paraphyletische Gruppe ist.

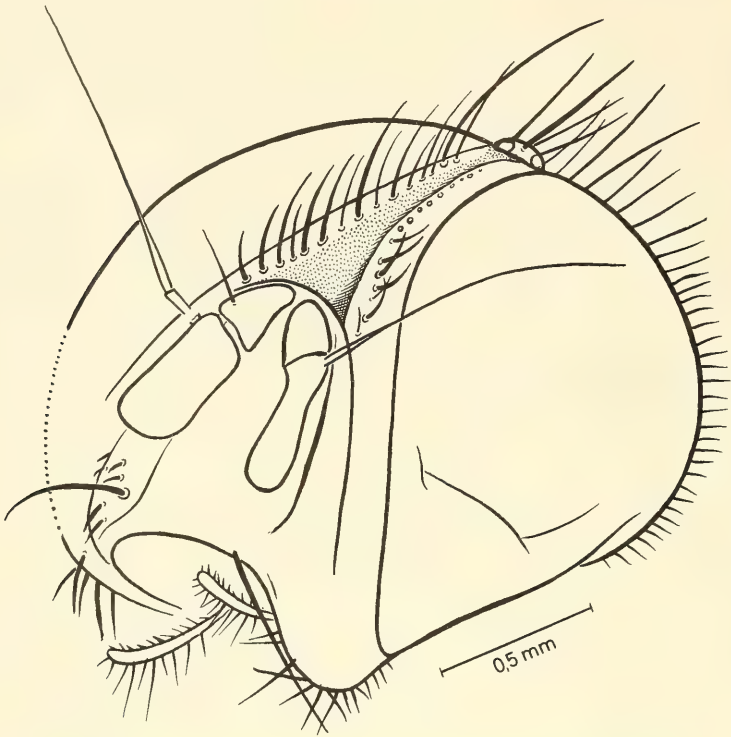


Abb. 4. Kopf des Männchens von *Fannia scalaris* Fabr. aus dem Bernstein.

### Beschreibung des vorliegenden Bernstein-Fossils

1 ♂ Nr. In. 22 305 im British Museum (Nat. Hist.), Dept. of Palaeontology, mit der Angabe „Dr. H. Loew Colln. Purch. July 1922“.

Das Tier ist leider nicht in einem sehr befriedigenden Zustande in den Bernstein eingebettet worden. Die Flügel sind gekrümmt, gefaltet und teilweise zerrissen; die Beine liegen so, daß sie sich gegenseitig und Teile des übrigen Körpers verdecken; andere Körperabschnitte liegen unter großen Luftblasen verborgen. Kopf und Thorax sind tiefschwarz, so daß die Behorstellung nur mit Mühe und nur durch die Ausnutzung verschiedener Beleuchtungseffekte erkennbar ist. Die Tergite des Abdomens sind teilweise aufgerissen. Außerdem ist der Bernstein selbst durch zahlreiche feine Staubpartikel getrübt und mit Luftspalten durchsetzt. Trotzdem sind bei sorgfältiger Untersuchung alle wichtigen Merkmale so sicher zu erkennen, daß ein Vergleich mit rezenten Individuen bis in Einzelheiten hinein durchführbar ist.

Der Kopf (Abb. 4 und 5) ist überall tiefschwarz. Von der silbernen Bestäubung der Orbiten und Wangen ist nichts erkennbar. In der Breite der Wangen und der Stirn scheinen keinerlei Unterschiede gegenüber rezenten Individuen zu bestehen. Die Anzahl, Länge und Ausdehnung der ori entspricht denen rezenter Individuen. Die in den beiden Abbildungen (Abb. 5 A und 5 B) erkennbaren Unterschiede liegen innerhalb der Variationsbreite der rezenten Art. Es wäre bei genügend langem Suchen sicherlich möglich, rezente Individuen zu finden, die in jeder Einzelheit mit dem Männchen aus dem Bernstein übereinstimmen. Länge und Form des 3. Fühlergliedes und die äußerst kurze, nur bei starker Vergrößerung erkennbare Behaarung der Fühlerborste wie bei

der rezenten Art. In der Länge, Form und Beborstung der Palpen ist ebensowenig ein Unterschied zu erkennen wie in der Beborstung des Vibrissenfeldes. Vom Rüssel ist nur ein kurzes Stück des Haustellums mit den Labellen erkennbar.

Thorax (Abb. 6 A) tiefschwarz, auf dem Mesonotum etwas glänzend. Länge der Grundbehaarung, der kaum differenzierten pra und Makrochaeten wie bei *scalaris*. Acr in zwei Reihen, zwischen denen in der Mittellinie eine einfache Reihe feinerer, nicht sehr zahlreicher Börstchen steht (Abb. 6 A) wie bei *scalaris*. Sternopleuren nicht erkennbar.

Flügel (Abb. 6 B—D) glashell. Der für die Fanniinae so charakteristische Verlauf der sc und der Analader ( $cu_{1b} + 1a$ ) ist, ebenso wie die leichte Konvergenz der Endabschnitte von  $r_{4+5}$  und  $m_1$  deutlich zu erkennen. Schüppchen und Halteren nicht sichtbar.

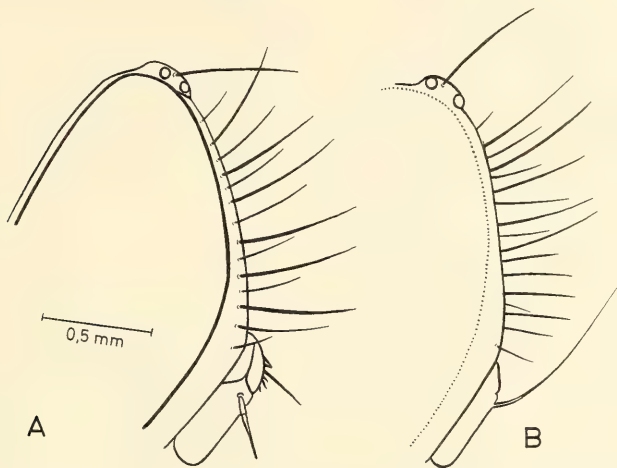


Abb. 5. Profilsicht des Kopfes (Vorderrand) von *Fannia scalaris* Fabr. (mit Frontorbitalborsten).  
A: rezentes Männchen. B: Männchen aus dem Bernstein.

Von der Zeichnung des Abdomens ist nichts zu erkennen. Die Verletzung der Tergite hat aber, wahrscheinlich schon vor der Einbettung des Tieres im Bernstein, eine Mazerierung bewirkt, die das Abdomen im durchfallenden Licht fast vollkommen durchsichtig erscheinen läßt. So ist nicht nur die schmale, streifenförmige Gestalt der vorderen Sternite, sondern auch das Hypopygium (Abb. 3) deutlich zu erkennen. Surstyli und Mesolobus weichen nicht im geringsten von rezenten Männchen von *scalaris* ab. Sogar der etwas korkzieherartige Processus bacilliformis (CHILLCOTT) ist, wenn auch sehr undeutlich, zu erkennen.

Die Vorderbeine (Abb. 1 A) weichen nicht von *scalaris* ab. Die wahrscheinlich gelbe Aufhellung der  $t_1$  ist deutlich; nur etwa das Distaldrittel ist undurchsichtig schwarz. Die Coxalregion der  $p_2$  ist weitgehend durch die darüber gelegten Tarsen verdeckt. Durch eine sehr kleine Lücke ist eine Hakenborste mit aller Deutlichkeit zu erkennen (Abb. 1 A). Ihrer Lage nach kann es sich auf keinen Fall um die Hakenborsten am unteren Ende der  $cx_2$  („1“ in Textfig. 6 bei HENNIG 1955), sondern nur um eine der beiden Borsten am Außenrande handeln. Da über der erkennbaren Hakenborste eine einfache Borste deutlich sichtbar ist, handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um die oberste Hakenborste („3“ in Textfig. 6, l. c.). Die andere („2“ in Textfig. 6, l. c.) ist leider nicht zu erkennen. Da aber Hakenborsten am Außenrande der  $cx_2$  unter allen rezenten Fanniinae nur bei *Fannia scalaris* vorkommen, ist das Vorhandensein wenigstens einer solchen Borste bei dem Männchen aus dem Bernstein eine besonders ein-

drucksvolle Übereinstimmung mit dieser rezenten Art. Die Mittelschenkel ( $f_2$ ) sind nur auf der rechten Körperseite von unten her zu erkennen. Zu beiden Seiten der gegen den Schenkel gepreßten Tibia sind Reihen kräftiger Borsten vorhanden wie bei *scalaris*. In der hinteren Reihe stehen die Borsten distal der Mitte, dort wo der Höcker der Schiene (siehe unten) dem Schenkel anliegt, etwas dichter. Auch darin stimmt das Männchen aus dem Bernstein, bei dem im durchfallenden Licht jede einzelne Borste zu erkennen ist, mit rezenten Männchen von *scalaris* vollkommen überein. Von der

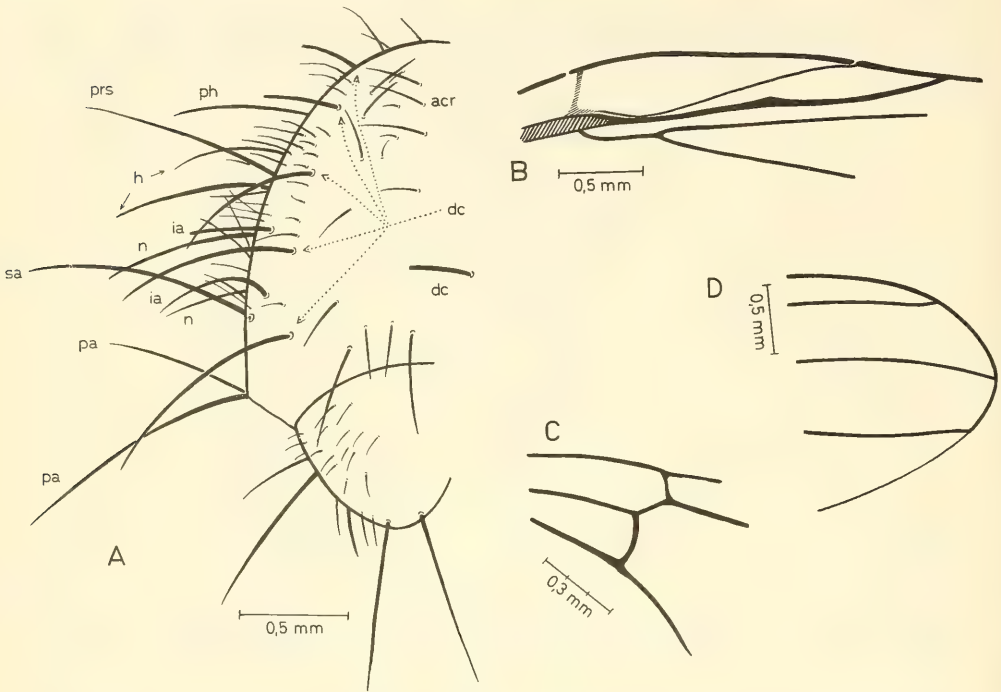


Abb. 6. *Fannia scalaris* Fabr. (♂) aus dem Baltischen Bernstein.  
A: Thorax (Dorsalansicht, linke Hälfte). B: Vorderrand der proximalen Flügelhälfte. C: Region der Analzelle und -ader des Flügels. D: Flügelspitze.

rechten Mittelschiene ( $t_2$ ; Abb. 2 A) ist die Distalhälfte in Seitenansicht erkennbar. Der hier auf der Innenseite vorhandene Höcker stimmt in allen Einzelheiten mit dem entsprechenden Höcker der rezenten Männchen von *scalaris* (Abb. 2 B) überein. Ein vergleichbarer Höcker ist unter den rezenten Arten nur bei *F. coracina* Loew (die ebenfalls in die *scalaris*-Gruppe gehört) vorhanden. Er ist aber bei *coracina* (Abb. 2 C) etwas gleichmäßiger gerundet, und die bei *scalaris* vorhandenen Dörnchen (Abb. 2 A, B) am oberen Teil des Innenrandes fehlen bei *coracina*. In Größe, Umriß und in der Ausstattung des oberen Innenrandes mit sehr kurzen Dörnchen stimmt der Höcker des Männchens aus dem Bernstein (Abb. 2 A) genau mit dem der rezenten *scalaris* und nicht mit *coracina* überein. Je eine Anterodorsal- und eine Posterodorsalborste ist auch bei dem Bernsteinfossil vorhanden.

Die sekundären Geschlechtsmerkmale am Mittelbein des Männchens von *scalaris* sind so charakteristisch, daß man allein an einem solchen Mittelbein die Art mit völliger Sicherheit erkennen könnte. Es ist daher besonders eindrucksvoll, daß genau die gleichen Merkmale (abgesehen davon, daß von den 3 Hakenborsten der  $cx_2$  nur 1 erkennbar ist) auch bei dem Männchen aus dem Bernstein erkennbar sind.



Die Hinterbeine (Abb. 1 A) sind auf beiden Körperseiten von unten her zu erkennen. Die Haare auf der Innenseite der Hüften ( $cx_3$ ) sind links deutlich. Die Beborstung der Schenkel ( $f_3$ ) ist leider nur unvollkommen sichtbar, da die Schienen an die Schenkel angepreßt sind. Neben den Schienen sind im distalen Drittel nur einige lange av-Borsten erkennbar. Das sind auch die einzigen Borsten, die bei rezenten Männchen von *scalaris* auffallen, wenn man die Hinterbeine in die gleiche Stellung bringt, in der sie sich bei dem Bernsteinfossil befinden (Abb. 1 B). Die proximalen av-Borsten sind bei rezenten Exemplaren von *scalaris* kurz. Nichts spricht dagegen, daß sie auch bei dem Männchen aus dem Bernstein vorhanden, aber wegen der Lage der Schienen nicht sichtbar sind. Posteroventralborsten fehlen wahrscheinlich bei dem Bernsteinfossil wie bei rezenten Exemplaren. Da die Hinterschienen ( $t_3$ ) bei dem Männchen im Bernstein etwas verschieden liegen, sind Einzelheiten der Beborstung zum Teil an der einen, zum Teil an der anderen besser erkennbar. Es scheinen keine Unterschiede zu den rezenten Individuen von *scalaris* zu bestehen, obwohl die Zahl der Borsten nicht ganz genau festgestellt werden kann. Einige av, eine Kammreihe von ad, 2 pd und wenige feine pv sind wie bei rezenten Individuen erkennbar.

Die Körperlänge ist wegen der Lage und teilweisen Beschädigung des Tieres nicht genau feststellbar. Der Kopfumriß deckt sich aber fast genau mit dem im gleichen Maßstabe gezeichneten Kopfumriß eines rezenten Männchens von *scalaris*. Es ist daher sicher, daß die Größe des Männchens aus dem Bernstein innerhalb der Variationsbreite der rezenten Art *scalaris* liegt.

Die so vollkommene Übereinstimmung des Bernsteinfossils mit einer rezenten Art läßt die Frage aufkommen, ob es sich bei dem Einschlußmittel wirklich um Bernstein und nicht vielleicht um Kopal handelt. Abgesehen von den äußeren Merkmalen (Aussehen, Färbung, Härte und Geruch beim Zurechtschneiden und -schleifen) ist die Annahme, daß es sich wirklich um Bernstein handelt, sicher dadurch begründet, daß im gleichen Block (jetzt zur Untersuchung durchgeschnitten) außer einer kleinen Dolichopodide noch mehrere der bekannten Sternhaare von Pflanzen (hauptsächlich Eichen) eingeschlossen waren, die nach ANDRÉE (1951) zu den häufigsten Bernstein-Einschlüssen gehören. Außerdem stammt das Stück, das auch als „Amber, Baltic, Germany“ beschriftet ist, aus der Sammlung LOEW, aus der mir sonst keine Kopalstücke bekannt sind.

CROWSON (1965) hat vor kurzem gefordert, daß in allen Fällen, in denen Bernstein-Inklusen mit rezenten (insbesondere mit rezenten europäischen) Arten identisch zu sein scheinen, der Verdacht geprüft werden sollte, ob es sich vielleicht um Fälschungen handelt.

“WHEELER (1914) in his study of amber ants, may have been deceived by artificial inclusions of modern European ants in amber, e. g. *Formica flori* and *Lasius schiefferdeckeri*.” Aber ganz abgesehen davon, daß die beiden von CROWSON genannten Ameisenarten nicht rezent, sondern ausschließlich aus dem Bernstein bekannt sind, spricht die Tatsache, daß WHEELER nicht weniger als 1022 Exemplare von *Formica flori* Mayr im Bernstein fand, und daß er *Lasius schiefferdeckeri* Mayr in einigen Fällen zusammen mit *Iridomyrmex geinitsi* Mayr (von der ihm 4539 Exemplare aus dem Bernstein bekannt waren) im gleichen Bernsteinblock feststellte, entschieden gegen die Annahme, daß er einer Täuschung zum Opfer gefallen ist. WASMANN (1929, Bernsteinforschungen 1, p. 57) fand *Formica flori* Mayr zusammen mit dem Holotypus von *Eopausus balticus* im gleichen Bernsteinblock.

Für die Annahme, daß durch Fälschungen das Vorkommen rezenter Arten im Bernstein jemals vorgetäuscht worden ist, liegen meines Wissens bisher keine Gründe vor, und auch im vorliegenden Falle kann sie als völlig unbegründet gelten.

#### Anmerkung über andere fossile Anthomyiidae und Muscidae<sup>1</sup>

Die älteste unter dem Namen *Musca* beschriebene Art (*Musca lithophila* Germar 1839) aus dem Jura von Solnhofen ist eine Blattide (*Lithoblatta lithophila* Germar bei HANDLIRSCH 1908, p. 530). *Remalia sphinx* Giebel 1856, ebenfalls aus dem Jura

<sup>1</sup> Genauere Literaturangaben für die Zitate aus älterer Zeit bei HANDLIRSCH (1908).

(Malm von England), wurde nach HULL (1945, Bull. Mus. Comp. Zool. 95, p. 345) zuerst als Muscide beschrieben. Das Fossil ist undeutbar, gehört aber sicherlich ebenfalls nicht zu den Muscidae.

Von den Arten, die SCUDDER (1877 und 1890) aus dem „Oligocän“ (nach TOWNSEND aber: Paleocän) von Colorado unter dem Gattungsnamen „*Musca*“ beschrieben hat, gehören *ascarides*, *bibosa*, *hydropica* und *vinculata* nach TOWNSEND (1942, p. 11, 13, 19) zu den Cuterebridae, Hypodermatidae und anderen Familien mit Hypopleuralborsten. Keine kann mit Sicherheit zu den Muscidae oder Anthomyiidae im heutigen Sinne gestellt werden. Auch für *Anthomyia winchesteri* COCKERELL 1920 (Proc. U. S. Nat. Mus. 57, p. 253) aus dem Green River - Eocän von Colorado muß das nach der ganz ungenügenden Beschreibung und Abbildung festgestellt werden.

Aus dem Baltischen Bernstein hat PRESL (1822) 4 Arten unter dem Gattungsnamen *Musca* (*longipes*, *resinosa*, *setosa*, *venosa*) beschrieben, die nach der damaligen Verwendung des Namens *Musca* aber ebensogut zu den Acalyptratae gehören können. Die Typen sind leider nicht aufzufinden (siehe dazu HENNIG 1965 b). Ebenso unbrauchbar sind die Hinweise auf „*Musca* spec.“ (SCHLOTHEIM 1820, SERRES 1824, BURMEISTER 1831, HELM 1896), „*Anthomyia* spec.“ (BURMEISTER 1831, HELM 1896), „*Muscidae* spec.“ (GRAVENHORST 1835) und „*Muscaria* spec.“ (BURMEISTER 1831, GIEBEL 1896) im Baltischen Bernstein.

Dagegen ist kaum zu bezweifeln, daß die 12 bis 14 Arten aus der Familie „*Muscidae*“ und die 12 Arten aus der Gruppe „*Anthomyiina*“, von denen LOEW (1850) angibt, daß er sie im Bernstein gefunden habe, wirklich zu den hier in Frage stehenden Familien gehört haben. Möglicherweise ist das oben unter dem Namen *Fannia scalaris* Fabr. beschriebene Exemplar das einzige, das aus dem Material LOEWS erhalten ist. Alle anderen Stücke sind verschollen (siehe HENNIG 1965 b).

MEUNIER (1899) erwähnt aus der Sammlung des Provinzialmuseums Königsberg 2 als „*Muscidae*“ und „*Anthom.*“ bezeichnete Stücke mit den Nummern  $\frac{79}{VI. 15}$  und  $\frac{14660}{VI. 8500}$ . Auch diese sind verschollen. In der Königsberger Sammlung habe ich sie vergebens gesucht. Die Art der von MEUNIER angegebenen Numerierung weist auf Präparate hin, die den Aufdruck „Phys. Oek. Ges.“ (Physikalisch-ökonomische Gesellschaft) tragen. Bei diesen Präparaten sind die Bernsteinstücke auf schmale Glasstreifen (Objektträger) geklebt. In sehr vielen Fällen sind aber heute nur noch diese Glasstreifen mit Etikettierung erhalten. Die Bernsteinstücke selbst sind abgeplatzt und verlorengegangen. Von den Nummern über 14 000 konnte keine einzige gefunden werden. Es ist also sehr unwahrscheinlich, daß die beiden von MEUNIER erwähnten Stücke erhalten sind.

HANDLIRSCH (1908) führt auch eine „*Stomoxys* spec.“ an, die GIEBEL (1846, p. 278) aus dem „? Tertiär“ beschrieben haben soll. Aber GIEBEL erwähnt an der angegebenen Stelle in einem Kapitel, das sich mit der „dritten Periode“ (Tertiär und Diluvium!) beschäftigt, nur einige Dipteren-Gattungen mit Angabe der Herkunft („Bernstein“, „Mergel“) und der Autoren, die sie erwähnt haben, und fügt dann ohne alle Angaben „*Aphritis*. *Muscaria*. *Oestrus*. *Stomoxya* (sic!). *Helophilus*“ hinzu. Die Angabe, daß „*Stomoxys* spec.“ von GIEBEL aus dem Tertiär oder gar aus dem Bernstein (HANDLIRSCH 1921, p. 269) beschrieben worden sein soll, ist also durchaus irreführend. TOWNSEND (1921, Ins. Insc. Menstr. 9, p. 133) hat der angeblich von GIEBEL beschriebenen Art, offenbar aber ohne die Arbeit dieses Autors überhaupt angesehen zu haben, den Namen *Paleostomoxys gibelii* gegeben. Da sich bei GIEBEL keine Beschreibung findet, sind der Gattungs- wie der Artnamen TOWNSENDS eindeutige nomina nuda.

Später hat GIEBEL (1862) unter dem Namen *Eriphia setosa* eine weitere Muscide angeblich aus dem Bernstein beschrieben, die dann auch HANDLIRSCH (1908) unter den Bernstein-Fossilien anführt. Aber KLEBS (1910) hat nachgewiesen, daß die von



GIEBEL 1862 beschriebenen Insekten „nicht im Bernstein, sondern mit Sicherheit im Kopal liegen“, und daß diese Kopaleinschlüsse wahrscheinlich ostindischer Herkunft sind. Daraufhin hat HANDLIRSCH später (1921, p. 269) „*Eriphia*“ nur noch aus dem Quartär erwähnt.

Die Typen der von GIEBEL (1862) beschriebenen Insekten sind sämtlich erhalten. Sie befinden sich im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg, und wurden mir von Herrn Dr. G. AUMANN freundlicherweise zur Untersuchung überlassen. Der Typus von *Eriphia setosa* trägt, wie auch KLEBS (1910) angibt, die Nummer 4173 und, vielleicht in der Handschrift von KLEBS, die Bezeichnung „*Eriphia spinosa* Giebel, Type“. Schon KLEBS (1910), der die Art irrtümlich unter den Hymenopteren anführt, nennt sie „*spinosa*“, statt wie GIEBEL „*setosa*“. Offenbar handelt es sich dabei um ein Versehen, das durch die etwa gleiche Wortbedeutung der beiden als Artnamen verwendeten Adjektiva verursacht wurde.

Der Typus gehört in die Gattung *Campylocera* der Familie Pyrgotidae (Acalyptratae). Bei dem geringen Alter des Kopals ist anzunehmen, daß „*Eriphia setosa* Giebel“ (= *spinosa* Klebs, errore) mit einer rezenten (afrikanischen?) Art identisch ist. Da eine neuere Bearbeitung der Gattung *Campylocera* fehlt und mir hinreichendes Material nicht zur Verfügung steht, kann ich die Frage nicht endgültig klären. Wichtig ist in diesem Zusammenhange ja auch nur, daß *Eriphia setosa* Giebel aus dem Verzeichnis der fossilen Muscidae zu streichen ist.

Aus dem Oligocän von Europa und Nordamerika sind mehrere Anthomyiidae und Muscidae beschrieben worden, mit denen sich aber ebensowenig anfangen läßt wie mit den bereits erwähnten Arten. Das gilt für die von SCUDDER (1870) unter dem Familiennamen „Muscidae“ angeführten, aber nicht beschriebenen und benannten Arten aus dem Oligocän des Green River in Wyoming ebenso wie für die von verschiedenen Autoren unter dem Gattungsnamen „*Anthomyia*“ beschriebenen (*burgessi* Scudder 1890: British Columbia; *heymani* Heyden 1870: Rott im Siebengebirge; *inanimata* Scudder 1890: British Columbia; *laminarum* Cockerell 1917: Florissant, Colorado; *pulcherrima* Meunier 1916: Aix-en-Provence). *Anthomyia pusilla* Förster 1891 (Brunstatt im Elsaß) ist nach THÉOBALD (1937) wahrscheinlich identisch mit der angeblichen Agromyzide *Phytomyza vetusta* Théob. und *Muscidites deperditus* Heyden 1866 (Hessen) gehört nach TOWNSEND (1942, p. 16) augenscheinlich zu den Tachinidae. Auch eine angeblich mit *Stomoxys* nahe verwandte Art ist aus dem Oligocän des Elsaß beschrieben worden (THÉOBALD 1937, Bull. mens. Soc. Sci. Nancy [N. S.] 2 bis, p. 246, pl. V, Fig. 13). Nach der beigegebenen Abbildung ist eine Deutung dieses Fossils nicht möglich. Ebenso unsicher ist die Deutung der vom gleichen Autor (1937, l. c., p. 354, pl. VII, Fig. 5, und pl. XXIII, Fig. 11) beschriebenen und abgebildeten „*Hydrotaea* (?) *maculipennis*“ aus dem Oligocän von Aix-en-Provence. Die Art könnte zu einem guten Dutzend verschiedener Gattungen gehören. Nur ihre Zugehörigkeit zu *Hydrotaea* ist nach der Zeichnung (?) und dem Geäder des Flügels unwahrscheinlich.

Nicht besser steht es mit den aus dem Miozän beschriebenen Fossilien. Nur unter dem Familiennamen „Muscidae“ erwähnt HANDLIRSCH (1908) eine Art aus dem Gabbro von Italien und eine weitere aus Radoboj (Kroatien); viele Arten sind nach SCUDDER (1881) in Florissant, Colorado, gefunden, aber nicht beschrieben worden. Die von LANGIUS 1708 (erwähnt bei TOWNSEND 1942, p. 19) aus Oeningen (Baden) angeführte *Musca spec.* ist ebensowenig deutbar wie die von verschiedenen Autoren unter dem Gattungsnamen „*Anthomyia*“ beschriebenen Arten (*atavella* Cockerell 1913, Ent. News 24, p. 295: Florissant, Colorado; *atavina* Heer 1849, *latipennis* Heer 1849 und *morio* Heer 1849 aus Radoboj, Kroatien; *persepulta* Cockerell 1917, Proc. U. S. Nat. Mus. 52, p. 380: Florissant, Colorado).

Alle diese aus dem Tertiär beschriebenen Anthomyiidae und Muscidae sind bloße Namen für im Grunde genommen undeutbare Objekte, die uns nicht den geringsten



Aufschluß über die Entwicklung der beiden Familien im Tertiär bringen. Ihre Einordnung in rezente Gattungen ist ganz unbegründet und irreführend.

Wirklich wichtig ist aber der Fund einer keineswegs ganz ursprünglichen Hippoboscide im Ober-Oligocän des Siebengebirges (*Lynchia rottensis* Statz) und mehrerer Glossinidae im Oligocän und unteren Miocän von Florissant, Colorado. Für diese hat TOWNSEND (1942) die Gattungen *Cockerelliitha* (*osborni* Cockerell 1909: Oligocän), *Lithoglossina* (*armatipes* Cockerell 1917: Miocän) und *Paloestrus* (*oligocaena* Scudder 1892 und *veterna* Cockerell 1916: beide frühes Miocän nach TOWNSEND) errichtet. Streng genommen hätte allerdings aus dem Nachweis einer Hippoboscide im Oligocän schon zwingend gefolgert werden können, daß es zu dieser Zeit auch bereits Glossinidae gegeben haben muß.

Die Bedeutung dieser Funde wird nur dadurch etwas eingeschränkt, daß wir über die Verwandtschaftsbeziehungen der Glossinidae und Pupipara zu den Muscidae bisher nur recht unsichere Vorstellungen haben. Mit dieser Frage habe ich mich schon früher (1965 a) auseinandergesetzt. Aber selbst wenn wir darüber genauer Bescheid wüßten, würde uns das nur wenig Folgerungen über das Alter von Teilgruppen der Muscidae erlauben, die über das hinausgehen, was wir nach dem Verbreitungsbilde ohnehin annehmen müssen.

So bleibt uns nur die Hoffnung, daß sich weitere Arten aus den beiden Familien Anthomyiidae und Muscidae im Baltischen Bernstein finden werden, und daß der Fund eines Männchens von *Fannia* (*scalaris*) ein verheißungsvoller Anfang ist.

Mr. R. BAKER (British Museum, Nat. Hist., Dept. of Palaeontology) schulde ich großen Dank dafür, daß er mir das in der vorliegenden Arbeit beschriebene Exemplar von *Fannia scalaris* aus dem Bernstein zur Verfügung stellte.

### Literaturverzeichnis

- ANDER, K.: Die Insektenfauna des Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 38, p. 1—83, 1942.
- ANDRÉE, K.: Der Bernstein. Das Bernsteinland und sein Leben. Stuttgart 1951.
- BAKKENDORF, O.: A comparison of a Mymarid from Baltic amber with a recent species, *Petiolaria anomala* (Micro-Hym.). — Ent. Med. 25, p. 213—218, Kopenhagen 1948.
- CHILLCOTT, J. G.: A Revision of the Nearctic Species of Fanniinae. — Canad. Ent., Suppl. 14, p. 1—295, 1960.
- CROWSON, R. A.: Some Thoughts concerning the Insects of the Baltic Amber. — Proc. XIIth Intern. Congr. Ent., London 1964, p. 133, London 1965.
- GIEBEL, CHR. G.: Palaeozoologie. Merseburg 1846.
- Wirbelthier und Insektenreste im Bernstein. — Zeitschr. gesamt. Naturwiss. 20, p. 311—321, 1862.
- HANDLIRSCH, A.: Die fossilen Insekten. — Leipzig 1908.
- Kapitel 7. Palaeontologie in CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie III, Jena 1920—1921. (Die hier in Frage kommenden Dipterenfamilien pp. 269—270: 1921.)
- HENNIG, W.: 63 b. Muscidae in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region, Band VII. Stuttgart 1955—1964 (Fanniinae: p. 8—99, 1955).
- Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 141, p. 1—99, 1965 a.
- Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 145, p. 1—215, 1965 b.
- KLEBS, R.: Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schriften physik.-ökon. Gesellsch. Königsberg 51, p. 217—242, 1910.
- MAYR, E.: Where are we? — Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol. 24, p. 1—14, 1959.
- MEUNIER, F.: Révision des diptères fossiles types de LOEW conservés au Musée provincial de Königsberg. — Misc. Ent. 7, p. 169—182, 1899.
- TOWNSEND, CH. H. T.: Manual of Myiology, Part XII (Fossil forms and list of fossil localities: p. 7—22). Itaquecetuba 1942.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

5. Mai 1966

Nr. 151

### 574.0643 Aethiopische Stratiomyiiden (Diptera) VII

5937

Von Erwin Lindner, Stuttgart

Mit 5 Abbildungen

In meinen Veröffentlichungen über aethiopische Stratiomyiiden IV, V und VI konnte ich Material dieser Familie studieren, das wir Kollegen B. R. STUCKENBERG und seiner Gemahlin verdanken, die beide unermüdlich und erfolgreich in der Erforschung der südafrikanischen Dipterenfauna wirken. Davon zeugt auch die neue vorliegende Sammlung mit wertvollen Arten. Wieder konnten einige zweifelhaft gewesene Arten geklärt werden, und einige neue kamen hinzu. Es sind das:

*Aspidacanthina minuta* n. sp., *Microchrysa radiata* n. sp., *Microchrysa illucens* n. sp., *Nemotelus aureus* n. sp., *Nemotelus nigrimana* n. sp., *Nemotelus alida* n. sp., *Nemotelus hyalinibasis* n. sp. und *Eulalia rufiventris* n. sp.

Sehr willkommen war auch eine Anzahl von *Oplodontha rufula* Lind., die bisher nur im weiblichen Geschlecht bekannt war, und welche ich noch in meiner letzten Arbeit geneigt war als Synonym zu *compar* Speis. einzuziehen. Nachdem mir nunmehr aber beide Arten im männlichen Geschlecht reichlich vorgelegen haben, kann *O. rufula* aufrecht erhalten bleiben.

Zu danken habe ich auch Kollegen H. OLDROYD vom British Museum, der die Feststellung der Synonymie meiner *Zulumyia rugifrons* mit *Stratiomyia dissimilis* Brun. (1926) ermöglichte. Bemerkenswert ist die Entdeckung von wieder 4 neuen *Nemotelus*-Arten für die südafrikanische Fauna.

#### Pachygasterinae

##### *Gobertina picticornis* Big. (1856)

1 ♂, 1 ♀ von Ndumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

##### *Sternobritbes tumidus* Loew. (1856)

1 ♂ von Laurenceville, Vumba, S. R., 4. X. 1963, D. M. COOKSON; 2 ♀♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 23. IV. und 13. V. 1964, D. M. COOKSON.

##### *Aspidacanthina minuta* n. sp.

1 ♀ von Ndumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

In meiner Arbeit 1935 führte ich Tiere von Bulawayo als *Aspidacantha atra* Kert. an. Diese Art ist aber palaearktisch und durch das Schildchen mit seinem „knötchenartigen Fortsatz“ gut charakterisiert. Bei der Art von Bulawayo handelt es sich, wie ich inzwischen feststellen konnte, um *Drosimomyia natalensis* Kert. — Die Gattung *Aspidacanthina* errichtete ich in einer gegenwärtig im Druck befindlichen Arbeit über Congo-Stratiomyiiden mit *Aspidacanthina exigua* n. sp.

*Aspidacanthina minuta* n. sp. unterscheidet sich von dieser durch stärker gewölbtes, vorne mehr vorgezogenes Mesonotum und durch weniger spitzes, kräftigeres Schildchen.

♀: schwarz. Kopf doppelt so hoch wie lang, von vorne etwas breiter als hoch. Stirn fast von  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, glänzend, ohne Tomentfleckchen. Untergesicht schwarz, an den Seitenrändern mit breiten silberweißen Tumentsäumen. Fühler rund, gelb mit weißlichen Basalgliedern und brauner Borste. Mesonotum glänzend schwarz, vorne stark nach vorn gewölbt, vor und hinter der Quernaht mit sehr gleichmäßiger, silberiger, kurzer, anliegender Behaarung; sie ist in dem präsuturalen Winkel über der Notopleuralnaht länger und weniger dicht. Pleuren und Sterna mit einem bogenförmigen Streifen ebensolcher Behaarung. Schildchen etwas aufgerichtet, in der Basalhälfte mit der silberigen Behaarung, apikal schwarz mikroskopisch behaart, vom Profil fast rechteckig. Flügel wie bei *exigua*, ohne  $r_4$ , mit  $r_{2+3}$  proximal r—s. Randmal und Adern hellgelb. Schwinger weiß. Hüften und p weißlichgelb, ohne Zeichnung. Abdomen rund, schwarz mit zarter weißlicher Behaarung.

2,5 mm.

### Geosarginae

#### *Microchrysa radiata* n. sp. (Abb. 1)

1 ♂ von Enon Farm, Richmond, Natal, I. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

Eine Art mit charakteristischem und interessantem Flügelgeäder.  $r_4$  fehlt, aber auch  $r_{2+3}$  fehlt als Ader und ist nur durch die Grenze des gelben Randmals angedeutet. Die gelben p, nur mit einem braunen subapikalen Ring an  $t_3$  führen in meiner Bestimmungstabelle zu *deannulata annulipes* Lind., die aber auch im männlichen Geschlecht ein dunkles Abdomen hat.

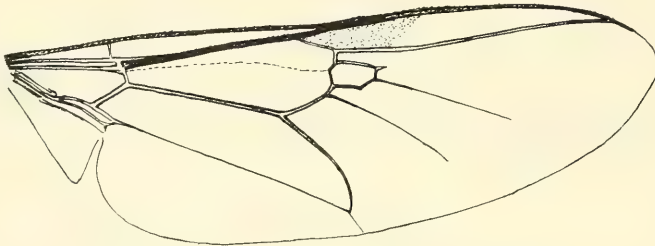


Abb. 1. *Microchrysa radiata* n. sp. — Flügel.

♂: Kopf schwarz, weißlich behaart, am Ozellenhöcker schwarz behaart. Augen zusammenstoßend, oben mit größeren, unten mit kleineren Facetten. Fühler braungelb; Borste dunkel. Gesicht schwarz, mit metallisch grünem Glanz. Thorax und Schildchen goldgrün, Pleuren glänzend schwarz. Behaarung spärlich, oben hell, glänzend, nur auf der Mitte von Mesonotum und Schildchen kurz, dicht, aufrecht, schwarz. p braungelb.  $t_3$  mit subapikalem braunem Ring. Flügel farblos, mit gelbem Randmal.  $r_{2+3}$  fehlt (siehe oben!),  $r_4$  fehlt,  $r_5$  sehr lang, dementsprechend  $R_3$  ebenfalls langgestreckt. Abdomen braungelb, oben schwarz behaart, das letzte Tergit größtenteils von einem glänzend braunen Vorderrandfleck eingenommen.

4,5 mm.

#### *Microchrysa illucens* n. sp. (Abb. 2)

1 ♂ Ndumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

Das, bis auf die abgebrochenen Fühler, ausgezeichnet erhaltene Stück fällt durch die Zeichnung des Abdomens auf.



♂: Kopf schwarz, Clypeus glänzend metallischgrün. Fühlerbasalglieder gelb (3. Glied fehlt). Thorax und Schildchen metallisch blaugrün mit aufgerichteter zarter heller Behaarung. Notopleuraleiste elfenbeinweiß. p gelb, f<sub>3</sub> mit einem breiten schwarz-braunen Ring, der ungefähr  $\frac{2}{3}$  der Länge einnimmt. t<sub>3</sub> in der Mitte stark gebogen; die basale Hälfte weißlich, die apikale, stärkere bräunlich auf der Oberseite. Tarsen fast weißlich, das letzte Tarsalglied der p<sub>3</sub> etwas gebräunt. Flügel mit gelben Adern. r<sub>4</sub> fehlt. Der Oberrand der D ist ganz schwach entwickelt, fehlt in der Mitte fast ganz, so daß D als offen bezeichnet werden kann. Abdomen dunkel, glänzend blaugrün, mit der charakteristischen „*illucens*“-Zeichnung, welche den größten Teil der Tergite 2 und 3 einnimmt. Seitenrand dunkel, Behaarung vorne länger und größtenteils dunkel, hinten unbedeutend, kürzer und hell. Der helle Fleck des Dorsums ist auch auf der Ventralseite stark entwickelt.

5 mm.



Abb. 2. *Microchrysa illucens* n. sp. — Abdomen ♂.

### *Chloromyia bella* Loew (1856)

2 ♂♂ von Acacia Veld, Bisley, Pietermaritzburg, 20. XI. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

### Clitellariinae

#### *Nemotelus aureus* n. sp. (Abb. 3)

1 ♂ von Gillitts 21. X. 1963, Pinetown District, Natal, S. Africa, B. & P. STUCKENBERG.

Eine sehr markante Art mit gelben f, während das übrige der p schwarz ist, und einem nur vorne schwarzen, zum größeren apikalen Teil aber wie lackierten, orange-gelben Abdomen.

♂: Kopf schwarz, glänzend, das Gesicht schwach goldglänzend behaart. Fühler braungelb, nur am Ende schwarz. Rostrum kurz, Backen schmal. Thorax schwarz. Mesonotum und Schildchen etwas glänzend und mit anliegender, etwas nach oben und vorn gerichteter goldfarbiger Behaarung, die dem Mesonotum einen besonderen Glanz gibt. Flügel glasdurchsichtig, mit gelben Adern und ebensolchem Randmal, nur proximal von diesem der r braun. p mit gelben Hüften und f; t und Tarsen tiefschwarz. Abdomen an der Basis schwarz, der größere Teil orange-gelb; die 3 letzten Tergite nur mit schmalen schwarzen Vorderrändern. Erstes Tergit ganz schwarz, zweites nur in den Hinterwinkeln mit einem schmal orangefarbenen Querstreifen am Hinterrand. Bauch ganz gelb.

5 mm.

*Nemotelus nigrimana* n. sp. (Abb. 4)

2 ♂♂ von Ingwavuma, Zululand, Natal, 10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

Diese Art ist ausgezeichnet durch die schwarzen Vordertarsen, während die Tarsen der  $p_2$  und  $p_3$  mit Ausnahme der 2 Endglieder weiß sind.

♂: schwarz. Kopf mit stumpfem Rostrum; das Untergesicht ist kaum so breit wie ein Fühler. Fühlerdreieck an den Augenrändern mit Silberhaarsaum. Augen nackt. Untergesicht mit zarter, heller Behaarung. Fühler schwarz, von ziemlich gleichmäßiger Dicke, so lang wie ihr Abstand von den Ozellen, kaum behaart. Thorax schwarz, wenig glänzend, mit unscheinbarer heller Behaarung, die besonders an den Seiten des Mesonotums etwas länger und nach vorne gerichtet ist, wo auch etwas mehr anliegende goldgelbe Behaarung vorhanden ist. Diese tritt auch an den Pleuren hervor, während die Sterna spärlich silberigweiß behaart sind.  $p$  schwarz; die Tarsen wie oben angegeben. Flügel glashell, mit vorwiegend gelben Flügeladern. Nur der Stamm des  $r$  ist braun;  $r_4$  fehlt. Schwinger gelb. Abdomen schwarz mit anliegender wenig auffallender, goldgelber Behaarung auf den letzten Tergiten und auf der Bauchseite. Genitalapparat rötlichgelb.

5 mm.

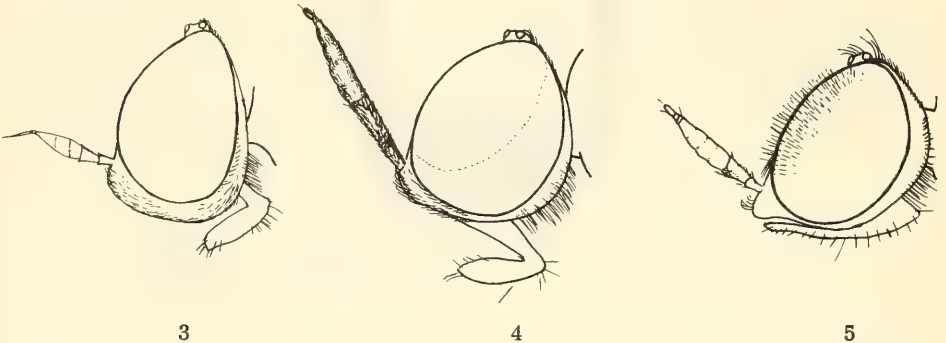


Abb. 3 bis 5. Kopfprofile (von links nach rechts) von *Nemotelus aureus* n. sp. ♂, *N. nigrimana* n. sp. ♂, *N. alida* n. sp. ♂.

*Nemotelus alida* n. sp. (Abb. 5)

1 ♂ von Karkloof range, nr. Mt. Alida, Natal, S. Africa, 19. XI. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

Die Art ist ausgezeichnet durch behaarte Augen, gelbe Vorderrandadern, weißgelbe Tarsen, gelbrote Knie und weißen Schwinger mit deutlich abgesetztem, braunem Stiel.

♂: schwarz. Augen behaart. Der Kopf schwarz behaart; Stirndreieck oben von silberweißen Härchen begrenzt. 1. Fühlerglied und 2. gleich lang; das 2. ist aber doppelt so dick wie das 1. und ist ziemlich stark behaart. Beide zusammen so lang wie das Komplexglied ohne Griffel. Fühler so lang wie die Stirn bis zum vorderen Ocellus. Thorax etwas glänzend, schwarz, mit weißlicher, etwas nach vorn gerichteter, längerer und messingglänzender, kurzer, anliegender Behaarung.  $p$  schwarz. Die Knie braunrot, die Tarsen weißlichgelb; auch die Endglieder kaum verdunkelt. Flügel glasdurchsichtig, mit gelben Adern am Vorderrand; nur der Stamm des  $r$  ist gebräunt.  $r_4$  nicht entwickelt. Schwinger weiß; der braune Stiel ist scharf abgesetzt davon. Abdomen schwarz, leicht metallisch grünschwarz glänzend, wie das Mesonotum geopt und an den Seiten der Mitteltergite sowie die Hintertergite weißlich behaart. Genitalapparat bräunlichrot.

4,5 mm.

*Nemotelus hyalinibasis* n. sp.

1 ♀ von Enon Farm, Richmond, Natal, S. Africa, I. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

Durch ihre weißen Tarsen erinnert diese Art an *N. albitarsis* Lind., doch sind die morphologischen Merkmale andere; so unterscheidet besonders die farblose Flügelbasis die neue Art sehr deutlich von *albitarsis* mit dunkler Flügelbasis.

♀: schwarz. Auge klein. Das Rostrum kaum so lang wie die beiden ersten Fühlerglieder zusammen oder kaum halb so lang wie der große Augendurchmesser. Stirn glänzend, etwas geport, so breit wie die Hälfte des Kopfes. Orbiten stark entwickelt, gerundet und geport. Behaarung des Kopfes schwarz. Die Fühler so lang wie ihr Abstand vom Scheitel. Das 1. Fühlerglied etwas kürzer als das 2., am Ende verdickt; beide stark behaart und zusammen so lang wie das Komplexglied ohne Griffel. Thorax schwarz, glänzend, spärlich und unscheinbar hell behaart. Die Behaarung ist teilweise nach vorne gerichtet. p schwarz mit hellen Enden der t und gelblich-weißen Tarsen. Die einzelnen Glieder sind an den distalen Enden leicht verdunkelt, besonders das letzte Tarsalglied. Flügel mit auffallend heller, farbloser Basis. Von der Humeralquerader an werden die Adern deutlich braun; auch das Randmal ist braun. Die Hinterrandadern sind farblos; der Flügel ist aber im ganzen leicht grau.  $r_4$  nicht entwickelt. Schwinger schwarz, mit hellerem Stiel. Abdomen schwarz, glänzend, mit kurzer, spärlicher, aufgerichteter, schwarzer Behaarung.

4,2 mm.

## Stratiomyiinae

*Eulalia rufiventris* n. sp.

2 ♂♂, 1 ♀ (1 ♂ ohne Fühler, das Weibchen ohne Kopf!) von Villa Paiva d'Andrada, Manica-Sofala Distr., Port. East Africa, Gallery Forest, IX. 1957, STUCKENBERG, und von Kaapmuiden, Transvaal, leg. OLIFF, IX. 1952.

Eine Art, die in allen Merkmalen, wie sie ENDERLEIN 1914 für die paläarktische Gattung *Eulalia* (*Odontomyia*) fixierte, zutrifft, nur daß die Färbung ungewöhnlich ist.

♂: die Augen sind unbehaart und stoßen auf der Stirn zusammen. Der untere Teil der Augen ist durch eine scharfe Linie von den oberen  $\frac{2}{3}$  mit größeren Facetten getrennt. 2. Fühlerglied wenig länger als breit, das 1. etwa doppelt so lang wie das 2. Das Komplexglied reichlich doppelt so lang wie 1. und 2. Basalglied zusammen, am Ende das 10. Glied konisch. Der Gesichtshöcker ist nicht sehr stark gewölbt. Dorne des Schildchens kräftig. Abdomen so breit wie der Thorax. Flügel mit dem typischen Geäder für *Eulalia*.  $r_4$  vorhanden,  $r_{2+3}$  distal,  $r-m$  schwach entwickelt. Die m-Äste vor dem Hinterrand nach vorne geschwungen.  $m_1$  an der Basis sehr fein, fast unterbrochen.  $m_2$  ganz entwickelt, auf  $m_3$  deutet nur eine kleine Ecke der Diskalzelle hin. Diese hat also 6 Ecken.

♂: Kopf rotbraun, auf dem Gesichtshöcker schwarz. Unterseite des Kopfes mehr gelb. Die Grundfarbe ist auf dem Stirndreieck und an den Wangen durch je ein Fleckchen dichtstehender, silberweißer Haare verdeckt. Außerdem sind die Wangen, Backen und die Mundöffnung mit weniger dichter, silberweißer, längerer und mehr aufgerichteter Behaarung versehen. Hinterkopf schwarz. Hinter dem Ozellendreieck ein Fleckchen schneeweißer Härchen. Fühler dunkelbraun; das 1. Basalglied fast schwarz, glänzend. Mesonotum schwarz, silberig, an den Seiten ziemlich lang behaart. Im Vorderteil des Raumes vor der Quernaht ist die silberige Behaarung zu zwei kurzen Längsstreifen verdichtet. Pleuren rotbraun; die Sternalregion schwarz, Behaarung der Pleuren silberig. Schildchen rotbraun, die Dorne ebenso. Der Hinterrand und die Unterseite des Schildchens weißlich behaart. p braunrot, weißlich behaart; die Tarsen apikal verdunkelt. Flügel farblos, mit gelblichem Randmal; Adern am Vorderrand gelb.  $r_1$  braun. Schwinger apfelgrün. Abdomen schwarz, Tergithinterränder mit silberigen Querstreifen, die auf den vorderen Tergiten unterbrochen sind, sich gegen den Seiten-



rand verbreitern, aber unmittelbar am Seitenrand weniger dicht sind. Seitenrand schmal braunrot. Unterseite braunrot, etwas fleckig (im Leben wahrscheinlich teilweise grün). 10 mm.

Bei dem ♂ und dem ♀ von Kaapmuiden sind die p etwas mehr verdunkelt. Beim ♀ ist das Randmal dunkler braun und die Unterseite des Abdomens ist verdunkelt. Der braunrote Seitenrand des Abdomens ist breiter, geht längs der Tergitgrenze tief medial und das letzte Tergit ist bis auf eine geringe Verdunkelung in der Mitte des Vorderrandes fast ganz braunrot, mit leichter, silberiger Behaarung.

*Eulalia cuthbertsoni* Lind. 1938

2 ♀♀ von Ndumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

Ich beschrieb die Art 1938 von Salisbury im weiblichen Geschlecht. Leider ist das ♂ noch unbekannt.

*Eulalia? frontalis* Macq. 1838

1 ♂ von Ingwavuma, Zululand, Natal, S. Africa, 1. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

MACQUART beschrieb 1 ♀, zu welchem das vorliegende Männchen gehören könnte. Ich gebe im folgenden die Beschreibung:

Die Art ist durch ihr Flügelgeäder ( $r_4$  fehlt!) und durch den Fühlerbau als typische *Eulalia* bzw. nach der Einteilung ENDERLEINS als *Catatasina* gekennzeichnet, die unseren paläarktischen Arten außerordentlich ähnlich ist.

♂: Kopf schwarz, Unterseite bräunlichgelb. Obere Facetten groß, untere klein; beide Regionen scharf getrennt. Fühler gelbbraun. Die beiden Basalglieder gleich lang, zusammen halb so lang wie das Komplexglied. Dieses am Ende mit einem schmalen, stumpf endigenden Griffel, Thorax schwarz, unter der Flügelwurzel gelblich gefleckt. Das Mesonotum mit anliegender, goldgelber und aufgerichteter, kurzer Behaarung derselben Farbe. An den Seiten längere, abstehende weißliche Behaarung, ebenso auf den Pleuren. Postalarschwielen und Schildchen grünlichgelb, letzteres nur an der Basis mit einem schmalen Rand von der Farbe des Mesonotums. Schildchen-dorne klein, gelb. p gelbbraun ohne Zeichnung. Flügeladern gelb,  $m_1$  mit der gewöhnlichen Unterbrechung,  $m_2$  vollständig,  $m_3$  nicht entwickelt. Alle Hinterrandadern farblos, ohne den Rand zu erreichen und mit dem gewöhnlichen Schwung. Abdomen grün, dorsal mit der typischen schwarzen Zeichnung der Gattung: Hinter den Segmenthinter-rändern breitere, nach hinten sich verschmälernde Trapezflecken. Der letztere, breite, gerundete Fleck greift noch auf das 5. Tergit über.

10 mm.

*Afrodontomyia seminuda* Curr. 1928, Amer. Mus. Nov. 324

1 ♂ von Idumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

Das Stück ist identisch mit *Odontomyia bicolor* Brun. im Brit. Mus. (? nomen nudum).

*Zulumyia dissimilis* (Brun.) 1926 (Synonym *rugifrons* Lind.)

4 ♂♂ von Siluwe Hills, west of Beira, Mozambique, D. COOKSON, 15. I. 1964.

4 ♀♀ von Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

*Oploodontha pulchriceps* Loew. 1858

1 ♂ von Eikenhof, Johannesburg, 28. XI. 1962, HAESELBARTH.

1 ♂, 3 ♀♀ von Ndumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

*Oplodontha rufula* Lind. 1952 ♀

5 ♂♂, 1 ♀ von Eikenhof, Johannesburg, 28. XI. 1962, HAESELBARTH.

Ich beschrieb 1952 nur das ♀ von Kastrol Nek, das aus dem Transvaal Museum in Pretoria zur Verfügung gestellt war. In meiner Arbeit Aethiopische Stratiomyiiden VI (1965) neigte ich noch dazu, *O. rufula* als syn. zu *compar* Speis. einzuziehen. Nachdem mir nun aber beide Arten im männlichen Geschlecht reichlich vorgelegen haben, kann *O. rufula* aufrechterhalten bleiben. Die Kopfform der ♂♂ ist verschieden; *compar* hat rötliche Fühler, *rufula* schwarze. Das Abdomen von *compar* ist fast ohne Zeichnung, bei *rufula* trägt es eine deutliche Mittelfleckenreihe auf den Tergiten. Ähnlich sind die Unterschiede bei den ♀♀.

Die Art ist etwas kleiner als *selinda*. Der Kopf ist etwas weniger spitz und die Tergite des Abdomens sind beim ♀ großenteils schwarzbraun gefärbt. Alle f, auch f<sub>3</sub>, sind größtenteils dunkelbraun.

♂: Kopf schwarz. Auf dem Gesicht mit silberiger Behaarung. Augen nackt. Augenfalten oben größer, unten kleiner, scharf getrennt. Fühler schwarz, ebenso beim ♀. Thorax und Schildchen schwarz mit der goldenen, größtenteils aber längeren, silberigen Behaarung auf dem Mesonotum und längerer, silberiger an den Pleuren. Schildchen schwarz, mit sehr kleinen, weißlichgelben Dornen. p hellgelb, f mit Ausnahme des apikalen Endes braunschwarz, ebenso die Endtarsen aller p. Abdomen (im Leben) hellgrün, in der Mitte erfüllt das 1. und 2. Tergit an der Basis ein großer, brauner Fleck, der am Hinterrand kreisrund ist und diesen in der Regel nicht ganz erreicht. Je ein kleiner, dunkler Fleck an der Basis der nächsten 3 Tergite.

5 mm.

♀: Kopf rotgelb, im Leben vielleicht teilweise grün, stark rugulös und mit glatten Flecken schwarzer Färbung. Ein solcher befindet sich jederseits neben der Fühlerbasis am Augenrand, ein anderer etwas darüber auf der Stirn in <sup>2</sup>/<sub>5</sub> Abstand vom Ozellenhöcker. Dazu geht ein brauner Querstreifen über den oberen Teil des Mundrandes. Behaarung auf dem Gesicht und im unteren Teil der Orbiten silberig, spärlich. Thorax schwarz, silberig behaart, ohne größeren Kontrast zwischen Mesonotum und Pleuren. Abdomen auf der Oberseite braun mit grünem Rand; Unterseite ganz grün. p gelb, f bis auf das Distalende braun. Die Endtarsen etwas gebräunt.

*Oplodontha compar* Speis. 1907

3 ♂♂, 2 ♀♀ von Ndumu Reserve, Ingwavuma distr., Zululand, Natal, S. Africa, 1.–10. XII. 1963, B. & P. STUCKENBERG.

*Oplodontha selinda* James 1957

1 ♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 31. I. 1964, D. COOKSON.

## Frühere Arbeiten des Autors über aethiopische Stratiomyiiden

- 1935: Aethiopische Stratiomyiiden (Deutsche Ent. Zeitschr., Jahrgang 1934, S. 291—316).
- 1938: Aethiopische Stratiomyiiden (Mittlgn. d. Deutsch. Ent. Ges., Jahrgang 3, S. 66—73).
- 1938: Stratiomyiiden aus dem Kongo-Gebiet (Bull. Mus. roy. d'Hist. natur. de Belgique, t. XIV, pp. 1—35).
- 1939: Stratiomyiidae, Ruwenzori Expedition 1934—1935, Vol. II, pp. 1—11 (London, Brit. Mus.).
- 1942: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Deutsch-Ostafrikas, insbesondere des Matengo-Hochlandes, Ergebnisse einer Sammelreise H. ZERNYS, 1935—1936. VI: Diptera, 2. Stratiomyiidae (Ann. d. Naturhist. Mus. in Wien, 53. Bd., II. T., S. 101—106).
- 1943: Zwei neue afrikanische *Nemotelus*-Arten (Zool. Anz., Bd. 141, S. 176—178).
- 1952: Aethiopische Stratiomyiiden (Dipt.) III (Revue Zool. Bot. Afr., XLVI, pp. 333—344).
- 1953: Ostafrikanische Stratiomyiiden (Ergebnisse der Deutschen Zoologischen Ostafrika-Expedition, 1951—1952, Gruppe LINDNER, Stuttgart, Nr. 12 (Jh. Ver. vaterl. Naturk., Württemberg, 108. Jahrgang, S. 18—29).

- 1955: Contribution à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission P. BASILEWSKY), 1953. XXX: Diptera, Stratiomyiidae (Ann. Mus. Congo, Tervuren, Zool., 36, pp. 290—295).  
1955 a: Congo-Stratiomyiidae (Dipt.) (Revue Zool. Bot. Afr., **LII**, pp. 241—245).  
1958: Aethiopische Stratiomyiiden (Dipt.) IV (Jl. Ent. Soc. S. Africa, Vol. 21, pp. 121—128).  
1958: Stratiomyiidae (Parc Nation. de l'Upemba, I: Miss. G. F. DE WITTE, fasc. 52, pp. 33—38).  
1959: Diptera Stratiomyiidae (South African Animal Life, Vol. VI, pp. 373—375).  
1960: Afrikanische Stratiomyiiden (Ergebnisse Forschungsreise LINDNER, 1958—1959, Nr. 2, Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 44, S. 1—8).  
1961: Aethiopische Stratiomyiiden (Diptera) V (Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 68, S. 1—13).  
1965: Stratiomyiidae (Diptera Brachycera) (Parc National de la Garamba, Miss: H. DE SAEGER, fasc. 46, pp. 45—65).  
1965: Stratiomyiiden von der Elfenbeinküste (Diptera Stratiomyiidae) (Rev. Zool. Bot. Afr., **LXXI**, pp. 225—229).  
1965: Aethiopische Stratiomyiiden (Diptera) VI (Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 137, S. 1—15).

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Erwin Lindner, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3



# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Juni 1966

Nr. 152

## Bio-Akustik der Froschlurche

Ein Bericht über den gegenwärtigen Stand der Forschung

Von Hans Schneider, Tübingen

Mit 6 Abbildungen

574.0643  
5937

Bei den zur Ordnung Salientia gehörenden Froschlurchen sind Lautäußerungen eine verbreitete Lebenserscheinung, die während der Fortpflanzungszeit besonders hervortritt. Sie hat vornehmlich in den USA zahlreiche Forscher zu Untersuchungen angeregt, die — gestützt auf einen großen Artenreichtum — in den letzten Jahren wertvolle Ergebnisse erbrachten. Die Lautäußerungen der einheimischen Froschlurche sind dagegen noch wenig untersucht (SAVAGE 1932, 1935; NEUBAUR 1949; EIBL-EIBESFELDT 1950, 1956; BIRKENMEIER 1952; PAULSEN 1965). Es erscheint daher angebracht, einen Überblick über die vielfältigen Ergebnisse der Lautforschung bei den Froschlurchen zu geben.

### I. Die Bedeutung und der Aufbau der Rufe

Die Fähigkeit zur Lautproduktion findet sich bei fast allen Froschlurcharten. Nur wenige sind stumm oder haben eine rückgebildete Stimme, z. B. die südafrikanische Kröte *Bufo rosei* (NOBLE 1954) sowie die nordamerikanischen Arten *Ascaphus truei* (JAMESON 1954), *Bufo boreas* und *Bufo alvarius* (BLAIR und PETTUS 1954, BLAIR 1963). Bei den beiden letzteren Arten steht die Rückbildung der Stimme wahrscheinlich in Verbindung mit der Lebensweise, denn die Populationen leben gedrängt an kleinen Wasserstellen arider Gebiete.

Die Jugendformen sind durchweg stumm; erst mit dem Eintritt der Geschlechtsreife stellt sich die Lautproduktion ein. Sie ist den Männchen eigen, beschränkt sich aber nicht durchweg auf sie. Nach DÄHNE (1914) haben die weiblichen Geburtshelferkröten eine Stimme, die der der Männchen ähnlich ist. Auch die Weibchen des Wasserfrosches (WAHL, in Vorb.) und die der amerikanischen Arten *Rana sylvatica* (NOBLE und FARRIS 1929) und *Rana pipiens* (NOBLE und ARONSON 1942/43) können Schall erzeugen. Die Weibchen von *Eleutherodactylus* schreien heftig, wenn sie mit der Hand ergriffen werden (JAMESON 1954).

Bei den einzelnen Arten kommen stets mehrere Lauttypen vor, die verschiedene Funktionen haben. Die funktionelle Bedeutung benützte BOGERT (1960) zur Einteilung der Laute.

Die auffallendsten Signale sind die mit dem Fortpflanzungsverhalten in Verbindung stehenden Paarungsrufe der Männchen, da sie bei der Mehrzahl der Arten erstaunlich laut sind und vielfach von einer größeren Anzahl von Tieren gleichzeitig und ausdauernd erzeugt werden. Zur Fortpflanzung halten sich die meisten Froschlurcharten in oder bei Gewässern auf. Bei manchen Arten treiben die rufenden Männchen frei auf der Wasseroberfläche und sind wenig scheu (z. B. Erdkröte), bei anderen rufen sie von geschützten Plätzen und flüchten bei Gefahr rasch (z. B. Grasfrosch). Bewohnen mehrere Arten das gleiche Gewässer, wählen sie meist verschiedene Rufplätze. Geburtshelferkröten rufen in Erdhöhlen, die von Wasserstellen weit entfernt sein können (SCHNEIDER 1966). Krallenfrösche und andere Arten der Pipidae

(BLES 1905; RABB und SNEDIGAR 1960; RABB und RABB 1963 a, b) wie auch die einheimischen Knoblauchskröten erzeugen die Paarungsrufe unter Wasser. Soweit die Froschlurche Schallblasen besitzen, befinden sich diese beim Rufen stets über Wasser.

Die Paarungsrufe sind artspezifisch. Die der einheimischen Discoglossidae (Unken, Geburtshelferkröten) sind einander ähnlich und unterscheiden sich erheblich von den Rufen der übrigen heimischen Arten (Pelobatidae, Bufonidae, Ranidae, Hylidae). Bei diesen sind die Rufe entweder ganz oder doch zum großen Teil aus kurzen, meist geräuschhaften Schallimpulsen aufgebaut und zu charakteristischen Mustern geordnet (Abb. 1, 2). Ausgehend von der systematischen Stellung der Discoglossidae sind die

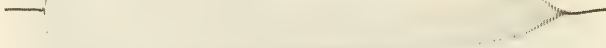


Abb. 1. Oszillogramm eines Paarungsrufes einer männlichen Geburtshelferkröte (*Alytes o. obstetricans*). Zeitmarke 50 Hz. Original.

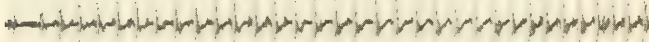


Abb. 2. *Rana t. temporaria* (Grasfrosch): Schallbild eines Paarungsrufes. Zeitmarke 50 Hz. Original.

wohlklingenden Einzellaute der zugehörigen Arten primitiv, während die aus Impulsen und Impulsgruppen bestehenden Rufe, wie sie von den Pipidae an vorkommen, trotz des meist geräuschhaften Aufbaues höher entwickelte Typen darstellen. Die Paarungsrufe der einheimischen Froschlurche unterliegen erst jetzt einer Analyse (SCHNEIDER 1966), dagegen sind die vieler nordamerikanischer und australischer Arten bereits gut bekannt (BLAIR 1955, 1956, 1957, 1959, 1960; LITTLEJOHN 1959 a, b; BOGERT 1960).

Bei den meisten Arten erzeugen die Tiere ihre Paarungsrufe zwar gemeinschaftlich mit anderen Artgenossen, aber unsynchronisiert, bei anderen ist eine ausgeprägte Chorstruktur zu erkennen. Bei *Hyla arborea* ist deutlich wahrzunehmen, daß ein Frosch Vorsänger ist. Hat er mit einer Lautserie begonnen, fallen auch die anderen Männchen ein. Bei *Hyla crucifer bartramiana* bilden jeweils drei Frösche eine Chorgruppe; ein Chor besteht dann aus einer Vielzahl von Dreiergruppen. Der Aufbau einer Gruppe erfolgt in charakteristischer Weise. Mit besonderen Trillerlauten sucht das erste Tier den zweiten Partner, dieses dann den dritten. Erst wenn ein Trio vollständig ist, rufen die zugehörigen Frösche ausdauernd (GOIN 1949). Bei *Microhyla c. carolinensis* sind Kombinationen von Rufen von zwei bis drei Tieren häufig (ANDERSON 1954). Bei *Eleutherodactylus* bilden mehr als ein Dutzend Tiere einen Chor. Der Schrittmacher ist der Frosch mit der lautesten Stimme. Bei *Syrrophus* formen drei bis vier Tiere eine Rufgemeinschaft. Hört der Schrittmacher auf, verstummen bei dieser Art fast regelmäßig auch die anderen Partner der Gruppe (JAMESON 1954).

Der männliche Befreiungsruf spielt eine wichtige Rolle beim Erkennen der Geschlechter. Begattungsreife Männchen versuchen meist wahllos, sich bewegende Objekte zu umklammern. Männchen wehren sich dagegen und stoßen dabei den Be-

freiungsruf aus. Die durchweg kurzen Rufe (Abb. 3) folgen meist mehrmals rasch aufeinander (CUMMINS 1920, NOBLE und FARRIS 1929, NOBLE und ARONSON 1942/43, ARONSON 1943). Nach den bisherigen Ergebnissen kommen Befreiungsrufe bei fast allen Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Ranidae und Hylidae vor (BOGERT 1960).

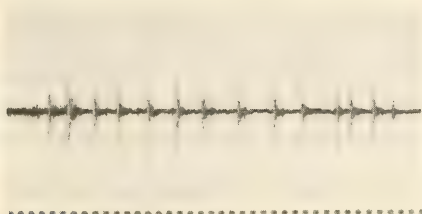


Abb. 3. *Rana esculenta* (Wasserfrosch):  
Oszillogramm eines Befreiungsrufes. Zeit-  
marke 50 Hz. Aus WAHL.

Weibliche Befreiungsrufe finden sich nur bei sehr wenigen Arten. Nicht-begattungsbereite Weibchen verwenden sie, um Umklammerungsversuche abzuwehren. Bei *Rana pipiens* ist der Ruf dem der Männchen ähnlich, aber leiser. Er tritt erstmals etwa 12 Stunden nach der Eiablage auf und nimmt an den folgenden Tagen an Intensität zu (NOBLE und ARONSON 1942/43).

Nach den bisherigen Ergebnissen bei Pipidae, Leptodactylidae, Ranidae und Hylidae können bei einzelnen Arten unabhängig von der Fortpflanzungszeit Revier-rufe erscheinen. MARTOF (1953) beobachtete bei *Rana clamitans* eine lockere Organisation der Populationen. Die Frösche halten voneinander Abstände von etwa 2 bis 3 m und behalten sie sogar bei, wenn eine Population auf Grund äußerer Ursachen wandert. Auch die Regenrufe, die besonders bei *Hyla*-Arten nach starken Regenfällen oder bei warmem Wetter mit hoher Luftfeuchtigkeit zu hören sind (GOIN und GOIN 1957, BLAIR 1958), könnten nach BOGERT (1960) die Bedeutung von Revierrufen haben, während NOBLE (1954) in ihnen Anzeichen des erwachenden Fortpflanzungstriebes vermutet.

Bei drohender Gefahr und meist unmittelbar vor dem Wegtauchen geben die Männchen mancher Arten Warn- oder Alarmrufe. Schließlich sind Schreckrufe bekannt, die als schrille Schreie erscheinen können, wenn die Tiere von einem Räuber erfaßt werden (NOBLE 1954, JAMESON 1954, MARTOF und THOMPSON 1958). Dieser Lauttyp ist weit verbreitet. Im Gegensatz zu den anderen Rufen stoßen ihn die Tiere mit offenem Maul aus.

## II. Das Fortpflanzungsverhalten und die Rolle der Paarungsrufe

Die Rufaktivität erlangt zur Zeit der Fortpflanzung den Höhepunkt. Über das Zusammenspiel der äußeren und inneren Faktoren, die dieses Verhalten auslösen, ist noch wenig bekannt. Aus manchen Beobachtungen läßt sich ableiten, daß Änderungen der Tätigkeit der Hormondrüsen eine wichtige Rolle spielen (RUGH 1935, NOBLE und ARONSON 1942/43). Die Ursache für die Änderung der Hormondrüsentätigkeit ist allerdings nicht leicht zu erfassen. Aus den Untersuchungen von BLAIR (1960 b, 1961) an einer gemischten Population von sieben Arten im Süden der USA geht hervor, daß äußere Faktoren eine sehr rasche Änderung des Verhaltens auslösen können. Starke Regenfälle wirken als Reiz, auf den Ruf- und Laichaktivität folgen. Bei *Pseudacris streckeri* liegt der Rufbeginn zwischen Oktober und Januar; der genaue Zeitpunkt ist bestimmt durch plötzliche starke Regenfälle. *Rana pipiens* beginnt gleichfalls im Winter zu rufen, gewöhnlich 5 bis 11 Tage nach einem ergiebigen Niederschlag. Ausgesprochene Gelegenheitsbrüter sind *Pseudacris clarki* und *Microhyla olivacea*, die beide



durch Regen zur Fortpflanzung stimuliert werden. Allerdings sind bei der ersten Art nur Frühjahrs- und Herbstregen wirksam. Auch bei *Bufo valliceps* variiert die Sexualaktivität von Jahr zu Jahr entsprechend der Niederschläge. In regenreichen Jahren dauern die Fortpflanzungsperioden durchweg länger als in trockenen. Ungewöhnlich rasch reagieren *Scaphiopus couchi* und *Sc. hammondi*, die schon wenige Stunden nach einem Niederschlag rufen (LOWE 1954). Die enge Beziehung zwischen Laichaktivität und Niederschlägen erscheint bei Bewohnern arider Gebiete als sinnvolle Adaptation, da auch temporäre Wasserstellen den Abschluß der Entwicklung der Brut gewährleisten können. Bei *Rana catesbeiana* und *Acris gryllus* stellte BLAIR (1961) keine Abhängigkeit der Laichzeit von Regen fest; die Tiere halten einen festen Zyklus ein und laichen im Sommer.

In der Mehrzahl der Fälle sind die klimatischen Faktoren, die als äußere Reize wirken, weniger gut zu bestimmen. Bei dem in Afrika heimischen Pipiden *Hymenochirus boettgeri* lösen wahrscheinlich Sonnenlicht und vorübergehende Temperaturerhöhung das Fortpflanzungsverhalten aus (RABB und RABB 1963 a).

Da die meisten Froscharten sich nur während der Fortpflanzungszeit in Gewässern aufhalten, setzt mit ihrem Beginn eine Zuwanderung ein. Die Wanderung zu geeigneten Wasserstellen ist ein eindrucksvolles Phänomen, und die Frage nach dem Orientierungsmechanismus ist noch unbeantwortet. Zur Fernorientierung sind die Paarungsrufe bereits im Teich angekommener Tiere nicht notwendig. CUMMINS (1920) verfolgte mittels Fallenfängen die Frühjahrswanderung von vier Arten in einen Teich. Bei Temperaturen von 5 bis 11° C und einer Luftfeuchtigkeit von 90 bis 100% kamen die Tiere in Wellen, und zwar als die Teichbewohner nicht riefen. Auch die Grasfrösche benötigen keine akustischen Signale zur Orientierung. SAVAGE (1935) vermutet, daß diese Tiere geruchliche Reize verwerten.

Die Frage einer Sonnenorientierung studiert neuerdings FERGUSON (1963). Er fing in einem Gewässer 40 *Pseudacris triseriata* und 1162 *Bufo fowleri* und setzte sie in verschiedener Entfernung erneut aus. Bei *Ps. triseriata* kehrten aus 50 m 45%, aus 160 m 39% und aus 480 m 11% der ausgesetzten Tiere zurück. Ähnlich sind die Ergebnisse bei *B. fowleri*. 24% fanden aus 110 m, 2% aus 600 m, 0,5% aus 1320 m und 0% aus 2134 bzw. 2660 m Entfernung vom Gewässer zurück. Mit Ausnahme der beiden letzten Freilaßplätze konnte der Beobachter von allen anderen die Rufe der Tiere im Teich hören. Nachdem die Zuwanderungen vielfach nachts erfolgen, ist der in jüngster Zeit geglückte Nachweis besonders bemerkenswert, daß *Bufo fowleri*-Kröten sich nachts nach dem Mond und in geringerem Maße nach den Gestirnen zu orientieren vermögen (FERGUSON und LANDRETH 1966). Ohne Zweifel aber ist bei Froschlurchen ein Heimfindeverhalten feststellbar. FERGUSON (1960) fand eine *Bufo fowleri* während zweier Sommer am gleichen Standort. Bei *Rana clamitans* halten sich alle Tiere in bestimmten, durchschnittlich 20 qm großen Arealen auf, in die sie nach der Laichzeit wieder zurückkehren (MARTOF 1963). ARCHER (1959) berichtet über ein erstaunliches Heimfindevermögen einer *Bufo regularis rangeri*. Nach mehreren Aussetzungsversuchen blieb das Tier erst aus, als der Freilaßplatz 1,2 km vom Aufenthaltsort entfernt war. Ein umfangreiches Versetzungsexperiment führte BOGERT (1947) mit 444 *Bufo t. terrestris* durch. Die Zahl der Kröten, die zum ursprünglichen Areal zurückkehrte, verminderte sich zwar mit zunehmender Entfernung des Freilaßplatzes, aber sogar aus 880 m fanden 16,6% der ausgesetzten Tiere zurück.

Nach den Ergebnissen von Markierungsexperimenten suchen die heimischen Erdkröten die gleichen Teiche zur Fortpflanzung auf und verharren sogar dann dort, wenn die Wasserstelle nicht mehr besteht (HEUSSER 1958, 1960). Die Erdkröten wandern Mitte März zu, anfangs nur Männchen, die sofort rufen (EIBL-EIBESFELDT 1950). Kommen später die Weibchen, beginnt die Paarung. Das Geschlechterverhältnis ist sehr unterschiedlich, denn nur 12 bis 18% der versammelten Tiere sind Weibchen. Auch bei *Rana sylvatica* sind die Weibchen an den Laichgewässern erheblich in der Minder-

zahl. Während sechs Jahren schwankte die Zahl der Tiere in einem Teich zwischen 97 und 208 mit den Männchen stets in der Überzahl. Das Geschlechterverhältnis wechselte dabei zwischen 1 : 2 und 1 : 13 (BLAIR 1960).

Geht aus diesen Beobachtungen hervor, daß die Froschlurche auch ohne Rufe von Teichbewohnern geeignete Gewässer zur Fortpflanzung auffinden können, zeigt sich andererseits, daß sie solche zur Orientierung durchaus verwerten. BOGERT (1960) setzte *Bufo terrestris* aus und übertrug den Gesang einer Teichpopulation mit einem Lautsprecher. Sowohl Weibchen als auch Männchen ließen sich davon anlocken, sofern sie sich in Laichstimmung befanden. Ein entsprechender Versuch mit *Bufo fowleri*-Kröten verlief gleichfalls erfolgreich (FERGUSON und LANDRETH 1966).

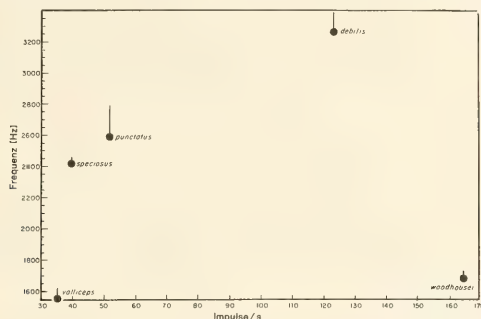


Abb. 4. Die wichtigsten Parameter der Paarungsrufe von fünf sympatrischen *Bufo*-Arten aus Nordamerika. Die vertikalen Striche geben die relative Dauer der Paarungsrufe an. Aus BLAIR (1964 b). Mit Genehmigung des Autors und des Amer. Inst. Biol. Sci., Washington.

In den Gewässern angekommen, suchen die Tiere Artgenossen und Geschlechtspartner. Bei der Isolation der Arten kommt den Paarungsrufen als Faktor der Nahorientierung eine entscheidende Rolle zu. Nach BLAIR (1963) besteht die Hauptaufgabe der Paarungsrufe darin, Weibchen anzulocken, die dann wählen, eine Auffassung, die auch LITTLEJOHN wiedergibt. JAMESON (1955) nimmt gleichfalls an, daß die Paarungsrufe bei der Zusammenführung der Arten und Geschlechter eine entscheidende Rolle spielen. BOGERT (1960) verhält sich dagegen kritisch und meint, daß die bisherigen Ergebnisse noch nicht beweiskräftig sind. Neue Resultate bekräftigen jedoch die Auffassung, daß sich in den Laichgewässern die Weibchen durch die Paarungsrufe der Männchen leiten lassen.

Die Paarungsrufe sind bestimmt durch ihre Dauer, den Frequenzaufbau, die Intensität, die Wiederholungsrate der Schallimpulse, sofern die Rufe aus Schallimpulsen bestehen, und die Länge der Intervalle. Durch die Variation dieser Parameter ergibt sich die Verschiedenheit der Paarungsrufe der vielen Froschlurcharten (Abb. 4). Nach BLAIR (1964) gibt es keine zwei sympatrischen Arten, die gleiche Paarungsrufe haben.

In Florida sind mindestens 12 Laubfroscharten heimisch, die verschiedentlich die gleichen Gewässer zur Fortpflanzung benützen. Die Arten sind sich genetisch sehr ähnlich; Hybridenbildung ist in mannigfaltiger Kombination möglich. Die Isolation erfolgt vornehmlich durch die differenzierten Paarungsrufe. Sechs Arten haben trillerartige Rufe; bei ihnen bestimmen in der Hauptsache Unterschiede in der Wiederholungsrate der Schallimpulse die Artspezifität. Bei den Arten mit kontinuierlichen Signalen ergibt sich die feinere Differenzierung durch unterschiedliche Dauer, Verschiedenheit der Grundfrequenz und der Obertöne. Die Rufe der meisten Arten sind von denen der anderen mindestens in zwei der entscheidenden Parameter verschieden (BLAIR 1958 d).

Direkte Beobachtungen sprechen weiter eindeutig für die Leitfunktion der Paarungsrufe. BLAIR (1958 c) bemerkte ein *Hyla cinerea*-Weibchen, das aus etwa 2 m Entfernung gerichtet zu einem rufenden Männchen lief. Ein *Hyla versicolor*-Weibchen

wanderte aus einem Abstand von 40 cm auf ein rufendes Männchen zu, eine Reaktion, die nach LITTLEJOHN (1958) eine direkte Antwort des Weibchens auf die Rufe des Männchens darstellt. LOWE (1954) beobachtete gerichtete Wanderungen bei *Scaphiopus couchi* und *Sc. hammondi*. Obgleich es sich um gemischte Populationen beider Arten handelte, wanderten die Weibchen auf die arteigenen Männchen zu.

Aufschlußreich ist auch das Verhalten von *Pseudacris nigrita*, einer kleinen, nur rund 30 mm großen Froschart, unter experimentellen Bedingungen. Im Gegensatz zu den meisten anderen Arten zeigen die Tiere auch im Laboratorium Fortpflanzungsverhalten. Zur Paarung schwimmen die Weibchen gerichtet auf die Männchen zu, wobei sie nicht zu den nächsten gehen, sondern die bevorzugen, welche am lautesten und ausdauerndsten rufen. Die Weibchen finden auch zu den Männchen, wenn sie optisch nicht zu erkennen sind. Die Männchen gehen den Weibchen nicht entgegen, packen sie aber sofort, sobald sie von diesen berührt werden (MARTOF und THOMPSON 1958). Das passive Verhalten der Männchen ist nicht die Regel, denn bei den meisten Arten versuchen sie, sich bewegende Objekte zu erfassen.

Weitergehende Untersuchungen lassen keinen Zweifel, daß die Weibchen die Paarungsrufe der arteigenen Männchen erkennen (LITTLEJOHN und MICHAUD 1959). Kopulationsbereite Weibchen befanden sich in der Mitte eines 2 m langen Tankes, an dessen Schmalseiten sich je ein Lautsprecher befand, über die wahlweise die arteigenen Paarungsrufe oder die nahe verwandter Arten übertragen wurden. Die Weibchen von *Pseudacris streckeri* unterschieden sicher zwischen den Rufen ihrer Männchen und denen von *Pseudacris clarki*, umgekehrt erkannten die Weibchen von *Ps. clarki* ebenfalls die artgemäßen Signale. Vier Versuchstiere wählten insgesamt 29mal und trafen dabei 28 richtige Wahlen. Im Mittel waren die Tiere 3,7 min nach Ertönen der Signale von der Tankmitte zum Lautsprecher gewandert.

Wie präzise das Unterscheidungsvermögen für die Laute ausgebildet ist, zeigten BLAIR und LITTLEJOHN (1960) für *Pseudacris ornata* und *Ps. streckeri*. Die erste Art lebt in der Küstenebene im SO der USA, die zweite im Wald- und Grasland von Texas und Oklahoma. Zwar sind morphologische Unterschiede vorhanden, doch sind sich die beiden Arten noch sehr ähnlich, und auch die Paarungsrufe sind nur wenig verschieden. Bei beiden Arten sind es kurze, wohltonende Rufe, die nach Pausen von  $\frac{1}{3}$  s wiederholt werden. Der einzige Unterschied besteht in der Tonhöhe. Bei *Ps. ornata* liegt der Grundton 500 Hz, der erste Oberton 1000 Hz höher als bei den Lauten von *Ps. streckeri*. Dieser Unterschied, der wahrscheinlich durch die verschiedene Größe der Männchen bedingt ist, genügt zur sicheren Unterscheidung.

In diesem Zusammenhang wirken Ergebnisse an *Ps. triseriata* überraschend. Durch Testen von Paarungsrufen gegen künstlich veränderte Signale sollte festgestellt werden, welche Merkmale der Laute die Weibchen zum Erkennen der arteigenen Rufe benützen (MARTOF und THOMPSON 1964). Die Paarungsrufe dieser Art haben eine Frequenz von 2,8 kHz und dauern 0,8 s; die Intervalle betragen etwa 1,2 s. Beim ersten Versuch, bei dem die Rufe normal, die Intervalle aber auf 2 s verlängert bzw. auf 0,1 s verkürzt waren, entschieden sich die Tiere für die Rufe mit den langen Intervallen. Wechselten die Rufe mit solchen, bei denen die Frequenzen über 2,8 kHz abgeschnitten waren, ging die Mehrzahl zum veränderten Signal. Waren normale Laute gegen eine Sinusschwingung von 1,2 kHz gesetzt, wurde jeder Lautsprecher in gleicher Weise angeschwommen. War aber an Stelle der Sinusschwingung ein weißes Rauschen, gingen die Tiere ausnahmslos zu dem Lautsprecher, aus dem die Paarungsrufe kamen. Nach diesen Ergebnissen reagieren die Weibchen von *Ps. triseriata* in recht allgemeiner Weise auf akustische Signale. Die Vorstellung, daß *Ps. triseriata*-Weibchen ein breiteres Schema von den arteigenen Rufen haben als die anderer getesteter Arten, findet sich durch andere Ergebnisse bestätigt (LITTLEJOHN, FOUQUETTE und JOHNSON 1960; MARTOF 1961).



Bei der Isolation der Arten sind die Paarungsrufe nicht allein entscheidend. LOWE (1954) bezeichnet sie als ethologische oder psychologische Isolationsmechanismen und nennt weiterhin mechanische und ökologische. Bei den ersteren stehen Unterschiede in der Körpergröße im Vordergrund. Umklammerungen zwischen Tieren von *Scaphiopus hammondi* und *Sc. couchi* gelingen nicht, da den großen *couchi*-Männchen die kleinen *hammondi*-Weibchen entgleiten, andererseits vermögen die *couchi*-Weibchen die kleinen *hammondi*-Männchen abzuschütteln. Als einen ökologischen Isolationsmechanismus betrachtet LOWE die bei den einzelnen Arten unterschiedlich ausgeprägte Tendenz, bestimmte Areale in einem Gewässer oder in nächster Nähe davon zu besetzen. *Scaphiopus couchi*-Männchen sitzen beim Rufen im seichten Uferwasser, während die *Sc. hammondi*-Männchen im freien Wasser treiben. Unter Hunderten von kopulierenden Tieren beobachtete LOWE (1954) nicht eine einzige interspezifische Umklammerung. Nach JAMESON (1954) sind weitere Isolationsmechanismen die unterschiedliche Fortpflanzungszeit und die Verschiedenheit der Umklammerungsmechanismen.

Die Feststellung von BLAIR (1963), daß die Paarungsrufe die Weibchen anlocken, welche dann wählen, würde die Geschlechterfindung zu einem Mechanismus von erstaunlicher Einfachheit stempeln. Nach den bisherigen Beobachtungen könnte das nur bei *Pseudacris nigrita* der Fall sein (MARTOF und THOMPSON 1958), bei den anderen Arten ist das Erkennen der Geschlechter ein verwickelterer Vorgang, der noch keineswegs in allen Einzelheiten aufgeklärt ist. Meist beteiligen sich auch die Männchen an der Partnersuche.

Bei *Rana pipiens* schwimmen die Männchen den Weibchen entgegen (NOBLE und ARONSON 1942/43). Die Männchen versuchen nicht nur, Weibchen zu packen, sondern erfassen auch andere Gegenstände, sofern sie nicht zu groß sind und im Wasser treiben. Gleiches gilt für die Erdkröte (HINSCH 1926; EIBL-EIBESFELDT 1950). Kopulationsbereite Männchen bewegen sich mehr hüpfend als laufend fort, dagegen behalten die Weibchen den kriechenden Gang während der Fortpflanzungszeit bei. Die Männchen bevorzugen für die Umklammerungsversuche kriechende Tiere. Bei *Rana sylvatica* schwimmen die Männchen während der Fortpflanzungszeit auf der Wasseroberfläche umher und versuchen, jeden anderen Frosch und jedes kleinere, sich bewegende Objekt zu erfassen. Die Weibchen halten sich unter Wasser auf und kommen nur gelegentlich an die Oberfläche. Sofern sie sich ruhig verhalten, testen die Männchen sie nicht (BANTA 1914). Mit der weiteren Feststellung, die Männchen dieser Art könnten die Weibchen schon aus einiger Entfernung erkennen, steht BANTA allerdings allein. Nach MILLER (1909) ist der optische Sinn nur insofern von Bedeutung, als an allen sich bewegenden Objekten Klammerversuche gemacht werden. Die Geschlechtererkennung erfolgt sicherlich erst beim Umklammerungsversuch selbst. Nach CUMMINS (1920) ist das unterschiedliche Verhalten der Männchen und Weibchen bei den Umklammerungsversuchen entscheidend. Gelten diese Männchen, stoßen sie den Befreiungsruf aus und machen Abwehrbewegungen. Bei Weibchen sind die Umklammerungsversuche erfolgreich, wenn sie sich passiv verhalten; nicht begattungsbereite Weibchen wehren sich gleichfalls.

Die Bedeutung dieser Reaktionsweisen bestätigen Versuchsergebnisse. *Bufo cornutus* erfaßt kleine, mit Wasser gefüllte Ballone und behält sie, wenn sie nicht bewegt werden (BOGERT 1960). NOBLE und FARRIS (1929) demonstrierten bei *Rana sylvatica*, daß auch der Leibesumfang eine Rolle spielt. Die Männchen umklammerten narkotisierte Weibchen, aber keine Männchen, obgleich sich diese wegen der Narkose ruhig verhielten. Hatten die Männchen aber zusätzlich durch Injektion von Wasser einen größeren Leibesumfang, wurden auch sie umklammert. Waren andererseits Weibchen die Eier ausgepreßt, umklammerten die Männchen sie nicht mehr trotz ruhiger Haltung.

Das Loslassen der Männchen nach der Eiablage wird allerdings nicht allein durch das Dünnerwerden des Weibchens ausgelöst. Nach der Eiablage biegen sich die Weib-

chen für etwas mehr als eine Sekunde stark nach unten durch, worauf die Männchen absteigen (NOBLE und ARONSON 1942/43).

### III. Die Rufe von Hybriden

Die Isolationsmechanismen wirken interspezifischen Kreuzungen zwar entgegen, schließen sie aber nicht vollkommen aus. Infolge der genetischen Mischbarkeit kommen natürliche Hybriden vor, und unter geeigneten Bedingungen lassen sich im Laboratorium Kreuzungen in mannigfachen Kombinationen durchführen. Zum Beispiel sind zwischen den meisten nordamerikanischen *Bufo*-Arten Kreuzungen möglich, allerdings sind die  $F_1$ -Tiere nicht durchweg lebens- und fortpflanzungsfähig.

Der Bastardcharakter zeigt sich auch bei den Paarungsrufen der Hybriden. CORY und MANION (1955) berichten von natürlichen Hybriden zwischen *Bufo americanus* und *B. fowleri* aus dem Indiana/Michigan-Gebiet der USA. *B. americanus* hat musikalische Rufe, die zwischen 7,5—14,5 s dauern und aus Schallimpulsen mit einer Häufigkeit von 29—33 Imp./s aufgebaut sind. Bei *B. fowleri* haben die geräuschhaften Laute eine

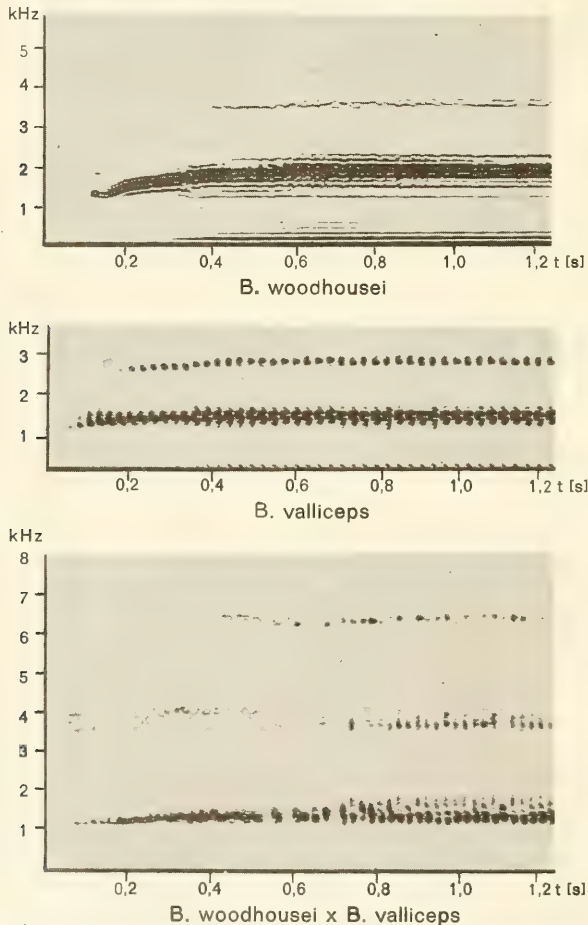


Abb. 5. Frequenzspektrogramme (Ausschnitte) der Paarungsrufe von *Bufo woodhousei* (oben), *B. valliceps* (Mitte) und eines Hybriden zwischen Tieren beider Arten (unten). Nach BLAIR (1956). Mit Genehmigung des Autors.

Länge von etwa 1 s. Bei langsamem Temperaturanstieg im Frühjahr laichen beide Arten nacheinander, da *B. americanus* bereits bei 15,5° C, *B. fowleri* erst bei 21° C mit dem Fortpflanzungsgeschäft beginnt. Bei raschem Temperaturanstieg fallen die Laichperioden beider Arten zusammen, wobei es zu Kreuzungen kommt. Die Hybriden sind immer von den Eltern verschieden, können aber mehr der einen oder der anderen Art ähnlich sein. Das zeigt sich insbesondere beim Laichverhalten und bei den Paarungsrufen. In nachfolgenden Jahren mit normalem Temperaturanstieg laichen nach reinen *B. americanus* zuerst Hybriden mit Rufen von 6,3 s Dauer, in der Mitte der Saison solche mit 4 s, am Ende solche mit 2,8 s langen Rufen im Mittel. An diese schließen sich dann die reinen *B. fowleri* mit den 1 s dauernden Rufen an.

BLAIR (1956 b) beobachtete aller Wahrscheinlichkeit nach einen natürlichen Hybriden zwischen *B. americanus* und *B. woodhousei*. Sowohl nach Frequenzaufbau als auch nach Dauer waren die Laute des Bastards intermediär. Erfolgreich verlief eine Kreuzung zwischen *B. woodhousei* und *B. valliceps*. *B. woodhousei* hat geräuschhafte Rufe von 0,9—2,6 s Dauer, die Laute von *B. valliceps* sind wie die von *B. americanus* trillerartig und dauern 2,4—4,5 s. Die Rufe eines Hybriden begannen mit einem geräuschhaften Teil und setzten sich nach einer Übergangsphase in einen trillerartigen Ruf fort (Abb. 5).

Kreuzungsversuche zwischen Tieren zweier Rufrassen von *Hyla versicolor* in Texas erbrachten keinen Erfolg, so daß JOHNSON (1959) die beiden Formen für Arten hält.

## VI. Die Bedeutung der Paarungsrufe als systematisches und stammesgeschichtliches Merkmal

Bei den europäischen Arten wirft die Frage nach ihrer systematischen Stellung keine Probleme auf, da die Artenzahl gering ist. In anderen Gebieten ist die Lurchfauna umfangreicher. Die beinahe weltweit verbreitete Gattung *Bufo* — sie fehlt nur in Australien, Neuseeland und Madagaskar — ist in Amerika nördlich des Isthmus von Tehuantepec allein mit etwa 30 Arten vertreten. Eine exakte Analyse der natürlichen Verwandtschaft ist daher oft nicht einfach. Das vergleichende Lautstudium gestattet, auch die Paarungsrufe als systematisches Merkmal heranzuziehen, deren Aussagekraft sich durch die Ergebnisse experimenteller Hybridisierung sowie durch ökologische und serologische Befunde ergänzen läßt. In einer Reihe von Arbeiten hat besonders BLAIR (1955, 1958 a, b, 1959, 1962, 1963, 1964 a, b, c) diese Probleme bearbeitet. Bei mehreren Artengruppen ergibt sich ein genauer Einblick in die Verwandtschaftsbeziehungen, der eine zuverlässige systematische Gliederung gestattet.

Bei der Bewertung der Laute als systematisches Merkmal geht BLAIR von der Voraussetzung aus, daß ein einheitlicher Grundaufbau der Paarungsrufe auf den gemeinsamen Ursprung einer Gruppe hinweist und die Rufunterschiede ein Gradmesser für die Artendifferenzierung sind. Berücksichtigt wird ferner noch, daß sympatrische Arten auf Grund verstärkter Selektion meist sehr verschiedenartige Rufe haben, weiterhin bei manchen Arten die Stimme sekundär reduziert bzw. rückgebildet sein kann.

Der *Hyla eximia*-Gruppe, deren Hauptverbreitungsgebiet Mexiko ist, wurden bislang sechs Arten zugezählt. Ausgehend von den Merkmalen der Rufe (BLAIR 1960 a), scheint sicher, daß entgegen der bisherigen Auffassung *Hyla euphorbiacea* der Gruppe fern steht. Weiterhin bekunden die Rufe der drei im Süden der USA vorkommenden Arten — *Hyla squirella* im SO, *H. regilla* an der Pazifikküste und *H. wrightorum* in Arizona — nahe Verwandtschaft mit der *Hyla eximia*-Gruppe. Sehr wahrscheinlich bilden diese drei Arten die peripheren Vertreter im Verbreitungsgebiet der *Hyla eximia*-Gruppe.

Auch bei den übrigen amerikanischen *Hyla*-Arten zeichnen sich die Verwandtschaftsverhältnisse ab. BLAIR (1959) untersuchte die Rufe von 13 der 14 in den USA vor-



kommenden Arten. Lediglich bei dreien ist eine Zuordnung zu einer bestimmten Gruppe noch nicht möglich. Die übrigen zehn Arten lassen sich in drei Verwandtschaftsgruppen gliedern, die fünf, drei bzw. zwei Arten umfassen.

Die Stellung von *Pseudacris nigrita* und *Ps. feriarum* war lange unklar. Nachdem die Paarungsrufe beider Formen nach Hauptfrequenz, Dauer und Impulsrate verschieden sind, besteht für CRENSHAW und BLAIR (1959) kein Zweifel, daß es sich um Arten handelt.

*Bufo microscaphus* galt bisher als Subspezies von *B. woodhousei*. Nach den Paarungsrufen zu urteilen, ist *B. microscaphus* mit der östlichen *B. americanus* verwandt, obgleich die Verbreitungsgebiete heute keine Verbindung miteinander haben. *B. microscaphus* ist daher eine selbständige Art (BLAIR 1957).

Das Studium der Laute lieferte andererseits auch Hinweise, daß auf Grund morphologischer Merkmale begründete Arten nicht zu Recht bestehen. Die beiden Arten *Scaphiopus holbrooki* und *Sc. hurteri* haben getrennte Verbreitzonen, die durch die Mississippi-Schwelle geschieden sind. Hinsichtlich der Grundfrequenz, der Obertöne und Dauer sind sich die Paarungsrufe beider Arten außerordentlich ähnlich. Es erscheint als unwahrscheinlich, daß es sich um zwei sichere Arten handelt (BLAIR 1958 b). Keine Unterschiede bestehen auch zwischen den Paarungsrufen der beiden Rassen *Hyla crucifer crucifer* und *H. c. bartramiana*, von denen die erste im Norden, die zweite im Süden der USA lebt (GOIN 1949).

Selbstverständlich dürfen die Paarungsrufe nicht allein als systematisches Merkmal verwertet werden. In einigen Fällen scheinen sympatrische Arten gleiche Rufe zu besitzen, z. B. *Bufo canaliferus* und *B. marmoratus*, ferner die Arten *B. compactilis* und *B. cognatus*. Auffallende Größenunterschiede zwischen den Arten sind dann entscheidendere Merkmale, die sich auch als die wirksamen Isolationsmechanismen erweisen.

Unter Berücksichtigung aller Merkmale versuchte BLAIR (1960, 1963), für die nordamerikanischen *Bufo*- und *Hyla*-Arten einen Stammbaum aufzustellen.

Die beginnende Rassenbildung ist verschiedentlich zuerst bei den Rufen zu beobachten. *Crinia signifera* ist in Australien weit verbreitet und kommt auch auf Tasmanien und den benachbarten Flinders Inseln vor. Obgleich bei den drei Populationen keine morphologischen Unterschiede bestehen, sind die Rufe deutlich verschieden. Zwischen den Rufen der auf Tasmanien und auf den Flinders Inseln vorkommenden Tiere bestehen signifikante Unterschiede in allen Parametern bis auf die Rufdauer. Beim Vergleich der Rufe der Hauptland- mit denen der Inselbewohner zeigt sich, daß sogar alle Parameter verschieden sind (LITTLEJOHN 1964). Neben dieser *Crinia*-Art leben sechs weitere in Australien. Um eine stammesgeschichtliche Entwicklungsreihe aufstellen zu können, stützte sich LITTLEJOHN (1959) vornehmlich auf die Paarungsrufe und ging von der Annahme aus, daß sich die Arten um so früher getrennt haben, je verschiedener die Rufe sind. Der Aussagewert der Paarungsrufe ist groß, da innerhalb geschlossener Verbreitungsgebiete die Variabilität gering ist. Bei *Bufo compactilis* sind die Rufe einheitlich über eine Entfernung von 400 km (BLAIR 1958), bei *Crinia signifera* über 800 km (LITTLEJOHN 1959).

## V. Der Einfluß der Temperatur auf die Lautaktivität

Als wechselwarme Tiere unterliegen die Froschlurche stark dem Einfluß der Temperatur. Bei Wasserbewohnern ist die Wassertemperatur entscheidend. Sie wirkt auf die Aktivitätsphasen und beeinflusst auch die Lautproduktion. Bei jeder Art ist die Lautaktivität durch das artlich verschiedene Temperaturminimum und Temperaturmaximum begrenzt. Rotbauchunken beginnen bei einer Wassertemperatur von 12–13° C zu rufen und hören bei etwa 30° C auf. Während der Fortpflanzungszeit ist der tägliche Rufrythmus daher sehr witterungsabhängig. Bei schönem Wetter beginnen die Unken schon am Morgen zu rufen, setzen am Nachmittag nach Überschreiten des Tem-

peraturmaximums aus und fangen am Abend bei sinkender Wassertemperatur erneut an. Erreicht bei ungünstigem Wetter die Wassertemperatur das Temperaturminimum erst spät, setzt die Lautaktivität gleichfalls spät ein (LÖRCHER, in Vorb.).

Mit der Wassertemperatur ändert sich bei den Unken ferner die Wiederholungsrate der Rufe. ZWEIFEL (1959) stellte diese Abhängigkeit bei einer einzelnen Gelbbauchunke fest, LÖRCHER erweitert die Ergebnisse durch Messungen an zahlreichen Tieren und vergleicht sie mit den Gegebenheiten bei der Rotbauchunke. Die Temperaturabhängigkeit verläuft linear. Bei der Gelbbauchunke folgen bei 15° C 55, bei 25° C 116 und bei 30° C 146 Rufe/min im Mittel. Auch bei der Rotbauchunke nimmt die Häufigkeit der Rufe mit steigender Temperatur zu, wenngleich nicht in dem Maße wie bei der Gelbbauchunke. Bei *Rana esculenta* ist der Temperatureinfluß vor der Laichzeit anders als danach (WAHL, in Vorb.). Er äußert sich nicht nur in der allgemeinen Stimulation zur Rufaktivität, sondern auch in der Impulsfolgefrequenz, die bei steigender Temperatur zunimmt. Dies ist bei Arten, deren Signale aus Schallimpulsen aufgebaut sind, sicherlich eine allgemeine Erscheinung. BLAIR beobachtete außerdem bei steigenden Temperaturen eine Erhöhung der Tonfrequenz.

BELLIS (1957) ermittelte die Temperatureinwirkung bei vier in Oklahoma heimischen Froschlurcharten. Durch viele Einzelmessungen sind die Ergebnisse bei *Pseudacris n. triseriata* gut gesichert. Die Wiederholungshäufigkeit der Rufe nimmt mit steigender Temperatur linear zu, ihre Dauer linear ab.

## VI. Der Bau des Lautapparates und der Mechanismus der Lautproduktion

Der Lautapparat kann aus den primären und sekundären Strukturen bestehen. Die ersteren sind der Kehlkopf mit den stimmbildenden Einrichtungen und die Muskeln, die Luft durch den Kehlkopf treiben. Die primären Strukturen kommen bei allen lautbegabten Froschlurcharten vor und genügen zur Lautproduktion. Der sekundäre Anteil ist der Schallblasenapparat (INGER 1956). Seine Bedeutung besteht darin, daß er die Laute verstärkt, zur Lautproduktion selbst ist er aber nicht notwendig. Das läßt sich daraus entnehmen, daß er den Männchen vieler Arten wie auch den stimmbegabten Weibchen fehlt.

Schallblasen sind Ausstülpungen der die Mundhöhle auskleidenden Gewebeschicht. Sie bestehen aus Bindegewebe und sind von den Fasern des Musculus subhyoideus umschlossen, welcher als Kontraktor wirkt. BOULENGER (1897, 1898) unterschied zwischen inneren und äußeren Schallblasen. Mit Recht hält LIU (1935) diese Ausdrücke für irreführend, da die eigentlichen Schallblasen immer innen liegen. Nachdem sich die Ausdrücke fest eingebürgert haben, behält LIU sie bei, gibt ihnen aber eine strenge Definition. Er spricht von äußeren Schallblasen, wenn sich diese bei der Luftfüllung sehr erweitern und die Haut auffallend verformen. Bei Tieren mit äußeren Schallblasen weist die Haut im Bereich der Blasen meist Taschen und Falten auf. Innere Schallblasen sind dagegen klein und verändern bei Luftfüllung die Kehlgasse äußerlich nicht oder nur ganz wenig.

Nach Untersuchungen an 559 Arten (LIU 1935) können einzelne kehlständige oder paarige kehlständige oder paarige laterale Schallblasen vorkommen, und jeder Typ kann als äußere oder innere Modifikation auftreten. Nach LIU soll sich in dieser Typenreihe auch die phylogenetische Entwicklung widerspiegeln, eine Auffassung, gegen die neuerdings Einwände vorgebracht werden (INGER und GREENBERG 1956; McALISTER 1959).

Ursprünglich fehlen Schallblasen vollkommen. Diese Verhältnisse finden sich bei den Vertretern der drei primitiven Familien: Ascaphidae, Discoglossidae und Pipidae. Die einheimischen Discoglossiden Gelbbauchunke und Geburtshelferkröte fügen sich in dieses Schema ein, nach der bisherigen Auffassung macht aber die Rotbauchunke eine Ausnahme, da ihr eine kehlständige, allerdings sehr primitive Schallblase zukomme. Nach neuen Untersuchungen scheint diese Mundbodentasche funktionell nicht



den Schallblasen der anderen Froschlurcharten zu entsprechen (LÖRCHER, in Vorb.). Auch die australische Discoglossiden-Art *Helioporus albopunctatus* soll eine Schallblase besitzen.

Am verbreitetsten sind die kehlständigen singulären Schallblasen. LIU (1935) erkannte diesen Typ den Pelobatidae zu, doch fand McALISTER (1959) anlässlich einer Nachuntersuchung bei amerikanischen Vertretern dieser Familie paarige Schallblasen. Bei der einheimischen Knoblauchschröte und zwei anderen Arten sind sie rückgebildet. Von 136 geprüften Arten der Bufonidae haben 128 eine kehlständige, meist innere Schallblase, einigen Arten fehlt sie auch auf Grund sekundärer Rückbildung. Von den heimischen Bufoniden haben Kreuz- und Wechselkröten eine innere Schallblase, den Erdkröten fehlt sie. Auch bei außereuropäischen Arten sind die Verhältnisse nicht einheitlich. Die afrikanische Kröte *B. regularis* hat eine Schallblase, bei der nächst verwandten Art *B. funereus* ist sie rückgebildet (INGER und GREENBERG 1956). Nur eine Schallblase haben auch fast alle Laubfroscharten (Hylidae), bei denen sie in überwiegendem Maße als äußere Modifikation auftritt, so auch bei unserer heimischen Art. Die Familie Ranidae gilt als hochstehend. Bei ihren Vertretern überwiegen die paarigen Schallblasen, die kehlständig oder lateral, innerlich oder äußerlich sein können; einigen Arten fehlen sie auch. Diese wechselhafte Situation zeigen auch die Arten unserer Fauna. Bei den Gras- und Moorfröschen sind die paarigen Schallblasen kehlständig und innerlich, bei den Wasser- und Seefröschen sind sie lateral und treten beim Rufen weit hervor, Springfrösche schließlich haben keine. In der Gattung *Rana* finden sich auch die größten Schallblasen. Bei *R. aesopus*, einer nordamerikanischen Art, reichen sie vom Nacken bis zur Körpermitte (WRIGHT 1931). Bei Tierarten mit inneren Schallblasen sind die Stimmen nicht sehr laut, während sie bei Arten mit äußeren Blasen gewöhnlich weithin hallen.

Die Auffassung von LIU (1935), wonach die einzelne Schallblase die phylogenetisch älteste ist, zweifeln INGER und GREENBERG (1956) auf Grund ihrer Studien an *B. regularis* an. Obgleich die erwachsenen Tiere nur eine Schallblase besitzen, geht die Entwicklung oft von zwei, links und rechts von der Zunge gelegenen Mundbodenausstülpungen aus. Am Anfang steht also ein paariges Zwischenstadium, ferner kann der Eingang der fertigen Schallblase links oder rechts von der Zunge sein. Die Entwicklung der Schallblasen ist auch von *Rana porosissima* genau bekannt (INGER 1956). Die Ausbildung beginnt, wenn die Tiere  $\frac{3}{4}$  ihrer Gesamtlänge erreicht haben.

Der Kehlkopf besteht aus dem unpaaren, ringförmigen Cricoid- und den beiden Arytaenoidknorpeln (BLUME 1930), von denen jeder drei Sphincter- und einen Dilator-Muskel trägt. Die beiden Stimmlippen haben ihren Ursprung auf der Innenseite der Arytaenoidknorpel und ragen in den Binnenraum des Kehlkopfes. Bei *Scaphiopus*-Arten sind sie an der Basis dick und verschmälern sich zum Rand (McALISTER 1959), bei *Rana*-Arten ist nur der Rand verdickt (PAULSEN 1965).

Obgleich die Paarungsrufe der *Bufo*-Arten außerordentlich verschieden sind, hat der Kehlkopf einen einheitlichen Aufbau, der von dem der *Rana*-Arten nur dadurch abweicht, daß die Innenwand eine ringförmige Vertiefung aufweist und hinter den Stimmlippen ein weiteres Membranpaar ausgebildet ist. Auch *B. alvarius* hat trotz der weitgehend rückgebildeten Stimme einen anatomisch voll ausgebildeten Kehlkopf (McALISTER 1961).

Einen eigenartigen Bau hat der Kehlkopf des primitiven Frosches *Pipa pipa* (Abb. 6). Die Stimmlippen fehlen gänzlich. Die beiden Arytaenoidknorpel sind stabförmig und im Binnenraum des Kehlkopfes längs angeordnet. Am Vorderende ist je ein seitlicher Fortsatz ausgebildet, der eine bewegliche Knorpelscheibe trägt. Über diese Fortsätze stehen die Arytaenoide miteinander in Verbindung. An ihren Außenenden setzt je ein kräftiger Muskel an. Entsprechend des abweichenden Kehlkopfbaues ist die Lautproduktion besonders geartet. Lockert sich bei der Muskelkontraktion der Kontakt zwischen den Fortsätzen der Arytaenoide, bewegen sich die Knorpelscheiben plötzlich



nach vorn, wobei ein Klicklaut entsteht. Die rasselnden Laute der Männchen dieser Art beruhen demnach auf alternierenden Bewegungen der an den Arytaenoiden ansetzenden Muskeln (RABB 1960).

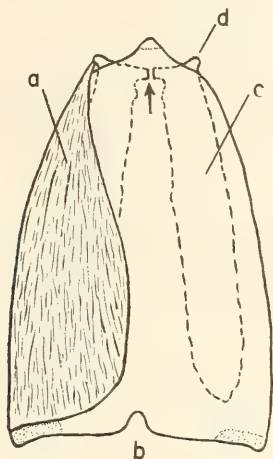


Abb. 6. Lautmechanismus von *Pipa pipa* (Ventralansicht).

a Dilator-Muskel, b Bronchialöffnung, c Arytaenoidknorpel, d vorderer Fortsatz des Arytaenoidknorpels. Pfeil zeigt die Teile der Knorpel, die den Schall erzeugen.

Aus RABB (1960). Mit Genehmigung des Autors.

Bei den Pelobatidae, Bufonidae und Ranidae erfolgt die Lautproduktion anders. Die Paarungsrufe entstehen in einem geschlossenen System, da Mund und Nase beim Rufen geschlossen sind. Kontraktionen der Flankenmuskulatur pressen Luft aus den Lungen durch den Kehlkopf in die Mundhöhle bzw. die Schallblasen, Kontraktionen der Mundbodenmuskeln zurück in die Lungen. Die von den Lungen wegführenden Luftströme dienen dabei der Lautproduktion. Bei den Rot- und Gelbbauchunken, die allerdings zur Familie Discoglossidae gehören, sind die Verhältnisse insofern abweichend, als die zu den Lungen gerichteten Luftströme die Rufe auslösen.

Nach McALISTER (1959) strömt die Luft während der Lautproduktion kontinuierlich in den Kehlkopf. Bei künstlichem Anblasen des Kehlkopfes beobachtet PAULSEN (1965), daß erst bei einem Druck von 10 cm H<sub>2</sub>O die Stimmlippen zum Schwingen kommen. Mit steigendem Druck erhöht sich die Frequenz, überschreitet er 60 cm H<sub>2</sub>O, versagt die Stimme. Außer durch wechselnden Anblasdruck läßt sich die Schwingungsfrequenz durch Variation der Stimmlippenspannung verändern. Dies ist experimentell durch Reizung des Nervus laryngicus longus möglich. Mit steigender Reizfrequenz nimmt die Tonfrequenz bis zu einer maximalen Höhe zu. Überraschenderweise ergaben Filmaufnahmen mit einer Bildgeschwindigkeit von 8300 Bildern/s, daß die Bewegung der Glottis trotz der niederen Tonhöhe der Paarungsrufe außerordentlich rasch verläuft. Die Schwingungsphase dauert nur 0,8 ms, die Verschußphase 50 ms. Während der Lautproduktion können afferente Aktionspotentiale von 30—50  $\mu$ V abgeleitet werden, die wahrscheinlich von Fasern der inneren Kehlkopfschleimhaut ausgehen.

Nachdem die primären Elemente des Lautapparates morphologisch einen sehr einheitlichen Aufbau haben, die Paarungsrufe aber artlich verschieden und meist von verwickeltem Aufbau sind, erhebt sich die Frage nach dem steuernden Einfluß des Zentralnervensystems. Über seine Rolle suchten NOBLE und ARONSON (1942/43) Aufschluß zu bekommen, indem sie bei sexuell gestimmten *Rana pipiens* Gehirnläsionen durchführten. Für den Befreiungsruf ist der Colliculus inferior des Mittelhirns ein Zentrum sen-

sorisch-motorischer Korrelation, denn nach seiner Zerstörung läßt sich der Ruf durch Berühren der Rückenhaut nicht mehr auslösen, während Abtrennen des Vorder- und Zwischenhirns, des Cerebellum und der anderen Teile des Mittelhirns ohne Einfluß ist. Nicht so eindeutig sind die Ergebnisse für die Paarungsrufe. Sicher ist nur, daß der Mechanismus dafür andere Mittelhirnabschnitte, möglicherweise das Ganglion isthmi, einschließt.

Lautäußerungen sind nur eine Lebenserscheinung der Froschlurche, aber ihr Studium führt zu Untersuchungen der verschiedensten Lebensfunktionen. So ist es nicht überraschend, daß trotz vieler Ergebnisse das Bild von der Rolle der Lautäußerungen lückenhaft ist und deshalb zu weiteren Untersuchungen auffordert.

### Literatur

- ANDERSON, P. K.: Studies in the ecology of the narrow-mouthed toad, *Microhyla carolinensis carolinensis*. — Tulane Stud. Zool. 2, 15—46 (1954).
- ARCHER, W. H.: Have toads a strong homing instinct? — Afr. Wild Life 13, 246—248 (1959).
- ARONSON, L. R.: The "release" mechanism and sex recognition in *Hyla andersonii*. — Copeia 1943, 246—249.
- ARONSON, L. R., and G. K. NOBLE: The sexual behavior of anura 2. Neural mechanisms controlling mating in the male leopard frog, *Rana pipiens*. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 86, 83—140 (1945).
- BANTA, A. M.: Sex recognition and the mating behavior of the wood frog, *Rana sylvatica*. — Biol. Bull. 26, 171—183 (1914).
- BELLIS, E. D.: The effects of temperature on salientian breeding calls. — Copeia 1957, 85—89.
- BIRKENMEIER, E.: Über die Lautäußerungen der Gattung *Bombina*. — Mitt. Naturk. u. Vorges. Mus. f. Kulturgesch. Magdeburg 3, 81—88 (1952).
- BLAIR, W. F.: Differentiation of mating call in spadefoots, genus *Scaphiopus*. — Texas J. Sci. 7, 183—188 (1955).
- Call difference as an isolation mechanism in Southwestern toads (genus *Bufo*). — Texas J. Sci. 8, 87—106 (1956 a).
  - The mating call of hybrid toads. — Texas J. Sci. 8, 350—355 (1956 b).
  - Structure of the call and relationships of *Bufo microscaphus* Cope. — Copeia 1957, 208—212.
  - Mating call in the speciation of anuran amphibians. — Amer. Nat. 92, 27—51 (1958 a).
  - Mating call and stage of speciation of two allopatric populations of spadefoots (*Scaphiopus*). — Texas J. Sci. 10, 484—488 (1958 b).
  - Response of a green tree frog (*Hyla cinerea*) to the call of the male. — Copeia 1958 c, 333—334.
  - Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. — Quart. J. Flor. Acad. Sci. 21, 32—48 (1958 d).
  - Call structure and species groups in U. S. treefrogs (*Hyla*). — Southw. Nat. 3, 77—89 (1959).
  - Genetic compatibility and species groups in U. S. toads (*Bufo*). — Texas J. Sci. 11, 427—453 (1959).
  - Mating call as evidence of relations in the *Hyla eximia* group. — Southw. Nat. 5, 129—135 (1960 a).
  - A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. — Ecology 41, 165—174 (1960 b).
  - Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. — Ecology 42, 99—110 (1961).
  - Non-morphological data in anuran classification. — Syst. Zool. 11, 72—84 (1962).
  - Evolutionary relationships of north american toads of the genus *Bufo*: a progress report. — Evol. 17, 1—16 (1963).
  - Evidence bearing on relationships of the *Bufo boreas* group of toads. — Texas J. Sci. 16, 181—192 (1964 a).
  - Evolution at populational and interpopulational levels isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. — Quart. Rev. Biol. 39, 333—344 (1964 b).
  - Acoustic behavior of Amphibia. In Acoustic behavior of animals. — Elsevier Publ. Comp. London 1964 c, 694—708, 803—804.
- BLAIR, W. F., and D. PETTUS: The mating call and its significance in the Colorado river toad (*Bufo alvarius* Girard). — Texas J. Sci. 6, 72—77 (1954).
- BLAIR, W. F., and M. J. LITTLEJOHN: Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs (*Pseudacris*). — Evol. 14, 82—87 (1960).
- BLES, E. J.: The life-history of *Xenopus laevis* Daud. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh 41, 789—821 (1905).

- BLUME, W.: Studien am Anurenlarynx. — Gegenbaurs Jb. 65, 307—464 (1930).
- BOGERT, C. M.: A field study of homing in Carolina toad. — Amer. Mus. Nov. 1355, 1—24 (1947).
- The influence of sound on the behavior of amphibians and reptilians. In Animal sound and communication. — Amer. Inst. Biol. Sci., Washington, 1960, 137—317.
- BOULENGER, G. A.: The tailless batrachians of Europe. — Roy. Soc. London. Part I (1897), II (1898).
- CORY, L., and J. J. MANION: Ecology and hybridization in the genus *Bufo* in the Michigan-Indiana region. — Evol. 9, 42—51 (1955).
- CRENSHAW, J. W., and W. F. BLAIR: Relationships of the *Pseudacris nigrita* complex in southwestern Georgia. — Copeia 1959, 215—222.
- CUMMINS, H.: The role of voice and coloration in spring migration and sex recognition in frogs. — J. exp. Zool. 30, 325—343 (1920).
- DÄHNE, O.: *Alytes obstetricans* und seine Brutpflege. — Bl. Aquar. Terr. Kde. 25, 227—229 (1914).
- EIBL-EIBESFELDT, I.: Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Behaviour 2, 217—236 (1950).
- Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren; 2. Zur Paarungsbiologie der Gattungen *Bufo*, *Hyla*, *Rana* und *Pelobates*. — Zool. Anz. Suppl. 19, 315—323 (1956).
- FERGUSON, D. E.: Observations on movements and behavior of *Bufo fowleri* in residential areas. — Herpetol. 16, 112—114 (1960).
- Orientation in three species of anuran amphibians. — Erg. Biol. 26, 128—134 (1963).
- FERGUSON, D. E., and H. F. LANDRETH: Celestial orientation of FOWLER's toad *Bufo fowleri*. — Behaviour 26, 105—123 (1966).
- GOIN, C. J.: The peep order in peepers; a swamp water serenade. — Quart. J. Flor. Acad. Sci. 11, 59—61 (1949).
- GOIN, C. J., and O. B. GOIN: Remarks on the behavior of the squirrel treefrog, *Hyla squirella*. — Ann. Carnegie Mus. 35, 27—36 (1957).
- HEUSSER, H.: Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz I. — Behaviour 12, 208—232 (1958).
- Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz II. — Behaviour 16, 93—109 (1960).
- Instinkterscheinungen an Kröten, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsinstitkes der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Z. Tierpsych. 17, 67—81 (1960).
- HINSCHKE, G.: Über Brunst- und Kopulationsreaktionen des *Bufo vulgaris*. — Z. vgl. Physiol. 4, 564—606 (1926).
- INGER, R. F.: Morphology and development of the vocal sac apparatus in the African frog *Rana (Ptychadena) porosissima* STEINDACHNER. — J. Morph. 99, 57—72 (1956).
- The vocal sac of the Colorado river toad (*Bufo alvarius* GIRARD). — Texas J. Sci. 10, 319—324 (1958).
- INGER, R. F., and B. GREENBERG: Morphology and seasonal development of sex characters in two sympatric African toads. — J. Morph. 99, 549—574 (1956).
- JAMESON, D. L.: Social patterns in the leptodactylid frogs *Syrhophus* and *Eleutherodactylus*. — Copeia 1954, 36—38.
- Evolutionary trends in the courtship and mating behavior of Salientia. — Syst. Zool. 4, 105—119 (1955).
- JOHNSON, C.: Genetic incompatibility in the call races of *Hyla versicolor* LE CONTE in Texas. — Copeia 1959, 327—335.
- JUNGER, W.: Beiträge zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern. — Z. Morph. Ökol. Tiere 40, 117—157 (1943).
- LITTLEJOHN, M. J.: Mating behavior in the treefrog, *Hyla versicolor*. — Copeia 1958, 222—223.
- Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). — Evol. 13, 452—468 (1959 a).
- Call structure in two genera of Australian burrowing frogs. — Copeia 1959 b, 266—270.
- Call discrimination and potential reproductive isolation in *Pseudacris triseriata* females from Oklahoma. — Copeia 1960, 370—371.
- Mating call discrimination by females of the spotted chorus frog (*Pseudacris clarki*). — Texas J. Sci. 13, 49—50 (1961).
- Geographic isolation and mating call differentiation in *Crinia signifera*. — Evol. 18, 262—266 (1964).
- LITTLEJOHN, M. J., and T. C. MICHAUD: Mating call discrimination by females of STRECKER's chorus frog (*Pseudacris streckeri*). — Texas J. Sci. 11, 86—92 (1959).
- LITTLEJOHN, M. J., M. J. FOUQUETTE and C. JOHNSON: Call discrimination by female frogs of the *Hyla versicolor* complex. — Copeia 1960, 47—49.
- LIU, C. C.: Types of vocal sac in the Salientia. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 41, 19—40 (1935).



- LÖRCHER, K.: Beitrag zur Bio-Akustik der Rot- und Gelbbauchunke. — In Vorbereitung.
- LOWE, C. H.: Isolating mechanisms in sympatric populations of southwestern anurans. — *Texas J. Sci.* 6, 265—270 (1954).
- MARTOF, B. S.: Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. — *Ecology* 34, 165—174 (1953).
- Home range and movements of the green frog, *Rana clamitans*. — *Ecology* 34, 529—543 (1953).
- Vocalization as an isolating mechanism in frogs. — *Amer. Midl. Nat.* 65, 118—126 (1961).
- MARTOF, B. S., and E. F. THOMPSON: Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrita*. — *Behaviour* 13, 243—258 (1958).
- A behavioral analysis of the mating call of the chorus frog, *Pseudacris triseriata*. — *Amer. Midl. Nat.* 71, 198—209 (1964).
- MCALISTER, W. H.: The vocal structures and method of call production in the genus *Scaphiopus* HOLBROOK. — *Texas J. Sci.* 11, 60—77 (1959).
- The mechanism of sound production in north american *Bufo*. — *Copeia* 1961, 86—95.
- MILLER, N.: The american toad. — *Amer. Nat.* 43, 641—688 (1909).
- NEUBAUR, F.: Die Stimmen der einheimischen Froschlurche. — *Beitr. Naturkde. Niedersachs.* 3, 10—16 (1949).
- NOBLE, K. G.: Biology of amphibia. — Dover Publ. New York, 1954.
- NOBLE, G. K., and E. F. FARRIS: The method of sex recognition in the wood-frog, *Rana sylvatica* LE CONTE. — *Amer. Mus. Nov.* 363, 1—17 (1929).
- NOBLE, G. K., and L. R. ARONSON: The sexual behavior of anura 1. The normal mating pattern of *Rana pipiens*. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 80, 127—142 (1942/43).
- PAULSEN, K.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Froschkehlkopfes (mit besonderer Berücksichtigung der Stimmbildung). — *Z. wiss. Zool.* 172, 1—16 (1965).
- RABB, G. B.: On the unique sound production of the surinam toad, *Pipa pipa*. — *Copeia* 1960, 368—369.
- RABB, G. B., and R. SNEDIGAR: Observations on breeding and development of the surinam toad, *Pipa pipa*. — *Copeia* 1960, 40—44.
- RABB, G. B., and M. S. RABB: On the behavior and breeding biology of the African pipid frog *Hymenochirus boettgeri*. — *Z. Tierpsych.* 20, 215—241 (1963 a).
- Additional observations on breeding behavior of the surinam toad, *Pipa pipa*. — *Copeia* 1963 b, 636—642.
- RUGH, R.: Pituitary-induced sexual reactions in the Anura. — *Biol. Bull.* 68, 74—81 (1935).
- SAVAGE, R. W.: The spawning, voice and sexual behaviour of *Bombina variegata variegata*. — *Proc. Zool. Soc. London* 1932, 889—898.
- The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, *Rana temporaria temporaria* L. — *Proc. Zool. Soc. London* 1935, 49—98.
- SCHNEIDER, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche. — *Z. Morph. Ökol. Tiere* 57, 119—136 (1966).
- WAHL, M.: Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches (*Rana esculenta*). In Vorbereitung.
- WRIGHT, A. H.: Life-histories of the frogs of Okefinokee swamp, Georgia. — Macmillan Co., New York, 1931.
- ZWEIFEL, R. G.: Effect of temperature on call of the frog, *Bombina variegata*. — *Copeia* 1959, 322—327.

Anschrift des Verfassers:

Dozent Dr. Hans Schneider, Zoophysiologisches Institut,  
74 Tübingen, Hölderlinstraße 12

574.0643  
S 937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Juni 1966

Nr. 153

## Dixidae aus dem Baltischen Bernstein, mit Bemerkungen über einige andere fossile Arten aus der Gruppe Culicoidea (Diptera Nematocera)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 21 Abbildungen

Die Dixidae des Baltischen Bernsteins eignen sich besonders gut zur Demonstration einiger der Probleme, die bei der Bearbeitung von Bernstein-Einschlüssen auftreten.

Zweifellos sind die Dixidae eine monophyletische Gruppe, aus der zur Zeit etwa 150 Arten bekannt sind. Bis in die neuere Zeit wurden sie als Unterfamilie der Culicidae angesehen (noch MARTINI 1929 und EDWARDS 1932). Heute gelten sie allgemein als eigene Familie. Von den Culicidae der älteren Autoren (EDWARDS, MARTINI) werden außer den Dixidae jetzt meist auch die Chaoboridae als eigene Familie abgetrennt (HENDEL 1936/37; STONE, KNIGHT & STARCKE 1959). Wenn man diese 3 Familien, Dixidae, Chaoboridae und Culicidae (im engeren Sinne), aber einfach nebeneinanderstellt, dann kommt im System die unbestrittene und wohl unbestreitbare Erkenntnis nicht mehr zum Ausdruck, daß diese drei je für sich genommen wohl sicher monophyletischen Gruppen zusammen wieder eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden. Man kann diese mit HENDEL (1936/37) als „Superfamilie Culicoidea“ bezeichnen. Innerhalb dieser Superfamilie stehen die Dixidae zweifellos den Chaoboridae + Culicidae als Schwestergruppe gegenüber. Die Chaoboridae sind mit den Culicidae also näher verwandt als mit den Dixidae. ROHDENDORF (1962) bringt das dadurch zum Ausdruck, daß er die beiden Familien Chaoboridae und Culicidae in einer Familiengruppe Culicoidea vereinigt. Ihr stehen als Schwestergruppe die Dixidae, mit der einzigen rezenten Familie Dixidae, gegenüber.

Man kann die bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen im System wie folgt zum Ausdruck bringen:

### Superfamilie Culicoidea

1. Familiengruppe Dixidae  
Familie Dixidae
2. Familiengruppe Culicoidea
  - a) Familie Chaoboridae
  - b) Familie Culicidae

Dieses System bietet hinsichtlich der Möglichkeit, die monophyletischen Teilgruppen der Gesamtgruppe und ihre Verwandtschaftsbeziehungen darzustellen, keinerlei Vorteile gegenüber etwa den beiden folgenden Systemen:

| Ross (1951)               | EDWARDS (1932)          |
|---------------------------|-------------------------|
| Superfamilie Culicoidea   | Familie Culicidae       |
| 1. Familie Dixidae        | 1. Subfamilie Dixinae   |
| 2. Familie Culicidae      | 2. Subfamilie Culicinae |
| a) Subfamilie Chaoborinae | a) Tribus Chaoborini    |
| b) Subfamilie Culicinae   | b) Tribus Culicini      |

Alle 3 Systeme sind darin vollkommen gleichwertig, daß sie genau der in Abb. 1 dargestellten Stammbaumzeichnung entsprechen. Verschieden sind sie nur darin, daß den in gleicher Weise umgrenzten und einander ko- bzw. subordinierten Gruppen in jedem von ihnen ein anderer absoluter Rang zugesprochen wird. Die Frage, ob eines dieser 3 Systeme „richtiger“ ist als die beiden anderen, kann überhaupt nur dann auftreten, wenn man der Ansicht ist, daß der absolute (kategoriale) Rang einer monophyletischen Gruppe etwas objektiv feststellbares ausdrücken sollte und auch ausdrücken kann. Mit dieser Frage habe ich mich zuletzt ausführlich in meiner Darstellung der Acalyptratae des Baltischen Bernsteins auseinandergesetzt (1965 c).

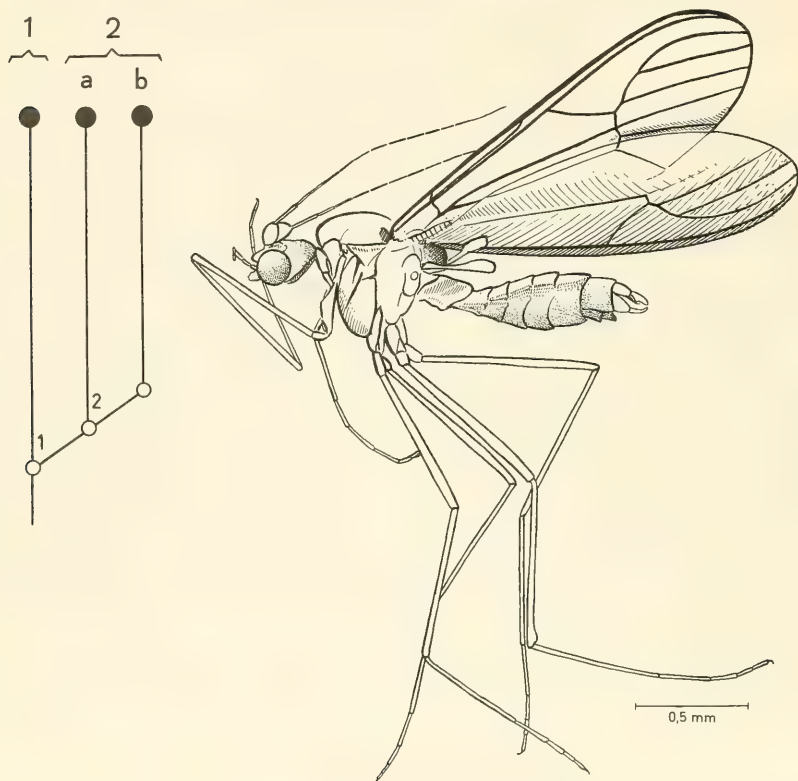


Abb. 1 (links). Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der Culicoidea.  
Siehe dazu den nebenstehenden Text.

Abb. 2 (rechts). Holotypus von *Dixa minuta* Meunier (♂).

Soviel ist sicher, daß im phylogenetischen System der Grad der morphologischen Sonderstellung einer Gruppe deren kategorialen Rang nicht bestimmen kann, denn es könnte ja sein, daß z. B. die Gruppe 2 b von ihrer Schwestergruppe 2 a sehr viel stärker abweicht als diese von der Gruppe 1.

Eine sinnvolle Frage ist auf jeden Fall die nach der Lage der Verzweigungsstellen 1 und 2 (Abb. 1) in der Zeitskala der Erdgeschichte. Ihre Beantwortung würde uns das Alter der Gruppen 1, 2, 2 a und 2 b angeben, und damit wüßten wir auch, mit welchen anderen Tiergruppen wir sie in diesem genau bestimmten Sinne vergleichen dürfen. Die (ungefähre) Gleichaltrigkeit ist der einzige Maßstab, mit dessen Hilfe im phylogenetischen System die Vergleichbarkeit monophyletischer Gruppen festgestellt werden könnte, und wenn die Vergleichbarkeit durch den kategorialen Rang zum Ausdruck ge-



bracht werden soll, dann ist das Entstehungsalter einer Gruppe das einzige, wonach im phylogenetischen System deren Rang bestimmt werden kann.

Wenn also die Frage entschieden werden soll, ob eines der drei oben (S. 1) genannten Systeme den anderen vorzuziehen ist, dann wird zuvor die Frage untersucht werden müssen, wie alt die in diesem System unterschiedenen Gruppen sind.

Diese Frage ist, an Hand der damals vorliegenden Fossilienfunde, bereits von EDWARDS (1923) untersucht worden. Er kam zu dem Ergebnis, daß der Ursprung der Gesamtgruppe (EDWARDS nannte diese damals noch „Culicidae“) im Mesozoikum gesucht werden müsse und daß die 3 Hauptgruppen (1, 2 a, 2 b in Abb. 1; EDWARDS nannte sie damals Dixinae, Chaoborinae und Culicinae) „existed in mid-Tertiary times much as they do to-day, and with almost identical characters“. Die entscheidende Frage ist, wie weit wir sie in das Mesozoikum zurückverfolgen können. Zu EDWARDS' Zeit (1923 und noch 1932) konnte keines der aus dem Mesozoikum von älteren Autoren beschriebenen Fossilien mit Sicherheit den Culicoidea zugeordnet werden. Leider hat sich daran seither wenig geändert.

BODE (1953) beschrieb zwar aus dem Oberen Lias von Niedersachsen eine Anzahl von Larven und Puppen unter der Bezeichnung „Ord. Diptera, Subord. Nematocera, Fam. Culicidae (?)“. STONE, KNIGHT & STARCKE (1959) meinen dazu: „Possibly several of these are Chaoboridae. None seems to be Culicidae and some are probably not Diptera.“

Wenn sich die Vermutung, daß einige von diesen Resten möglicherweise zu den Chaoboridae gehören, bestätigen sollte, dann wäre das von höchster Wichtigkeit; denn nach dem, was wir heute über die Verwandtschaftsbeziehungen der ältesten Teilgruppen der Culicoidea wissen, würde das bedeuten, daß im Oberen Lias bereits die 3 Familien der Culicoidea (Dixidae, Chaoboridae, Culicidae) existiert haben müssen. Man wäre dann zu der Annahme gezwungen, daß die beiden in Abb. 1 gezeichneten Verzweigungen des Stammbaumes (1 und 2) bereits vor dem Oberen Lias (bzw. vor der Zeit, aus der BODE's Funde stammen) stattgefunden haben müssen.

Nichts in BODE's Beschreibungen und Abbildungen scheint mir aber so weittragende Schlüsse zu rechtfertigen.

Aus dem Oberen Jura (Malm) von Kara-tau hat ROHDENDORF die Familie Dixamimidae (mit der einzigen Art *Dixamima villosa* Rohd.) beschrieben. Eine Abbildung des Flügels gab er zwar schon 1951 und weitere Abbildungen 1962, wirklich beschrieben wurde die Art aber erst 1964. Ich habe sie daher auch in meiner Arbeit von 1954 noch nicht erwähnt.

Nach ROHDENDORF (vgl. den Stammbaum 1964, p. 258, Fig. 82) wären die Dixamimidae die Stammgruppe der rezenten Dixidae, nicht aber diejenige der übrigen Culicoidea (d. h. Culicidea = Culicidae + Chaoboridae). Wenn das richtig wäre, dann hätten wir im Malm den Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses Dixidea — Culicidea, d. h. wenigstens die erste Verzweigung des Stammbaumes der Culicoidea (1 in Abb. 1) müßte vor dieser Zeit erfolgt sein.

Nach ROHDENDORF's Abbildung unterscheiden sich die Dixamimidae von den rezenten Dixidae dadurch, daß, wie bei den Culicidea, die erste Gabelung des Radialsektors weit vor der Mündung von *sc* liegt, durch die nierenförmigen Augen und die 13 (nicht wie bei den Dixidae 14) kurzen und gedrunghenen Glieder der Fühlergeißel.

Bei einer bestimmten Deutung dieser Merkmale (wenn man sie nämlich als plesiomorph, bezogen auf den Grundplan der Culicoidea, ansprechen dürfte) wäre es nicht unmöglich, die rezenten Dixidae von den Dixamimidae abzuleiten. Aber eben diese Deutung der Merkmale würde es auch gestatten, die Dixamimidae als Stammgruppe aller Culicoidea anzusehen. Ich kann der Darstellung ROHDENDORF's keinen einigermaßen überzeugenden Grund für die Annahme abgewinnen, daß uns in den Dixamimidae die Stammgruppe der Dixidae, und n u r der Dixidae, vorliegt, obwohl ich es durch-

aus für möglich halte, daß im oberen Jura das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Dixidea und Culicidea schon bestanden hat, zumal verschiedene Gründe (z. B. die Funde wahrscheinlich zu den Chironomoidea gehörender Formen) die Existenz wenigstens der Gesamtgruppe Culicoidea im Jura wahrscheinlich machen.

Unter diesen Umständen bleibt das Eocän diejenige Zeit, in der wir die 3 Familien der Culicoidea zuerst mit Sicherheit nachweisen können. Nach EDWARDS (1923) gehören „*Culex*“ *damnatorum* Scudder und „*Culex*“ *winchesteri* Cockerell aus dem Eocän von Nordamerika tatsächlich zu den Culicidae im heutigen, engeren Sinne (Culicinae bei EDWARDS; Gruppe 2 a in Abb. 1). Das bedeutet nach dem, was wir über die phylogenetische Gliederung der Gruppe wissen (Abb. 1), daß es im Eocän auch Dixidae und Chaoboridae gegeben haben muß. Diese beiden Familien sind zuerst in dem, vielleicht nicht viel jüngeren, Baltischen Bernstein nachgewiesen. Es ist recht merkwürdig, daß aus diesem keine Culicidae im modernen, engeren Sinne bekannt geworden sind (siehe dazu aber auch S. 14). Daß diese Familie zur Bernsteinzeit ebenfalls bereits existiert haben muß, geht nicht nur zwingend aus dem hervor, was wir über ihre Beziehungen zu den Chaoboridae und Dixidae wissen (Abb. 1), sondern auch aus den oben erwähnten Fossilienfunden im Eocän Nordamerikas.

Aus dem Baltischen Bernstein sind, wie EDWARDS (1923) berichtet, in alter Zeit mehrfach Culicidae („*Culex*“) erwähnt, aber niemals beschrieben worden. Bei den Bernsteinfunden aus der Gruppe Culicoidea ergibt sich also das gleiche Bild, das wir von den Acalypttratae (Abb. 3 bei HENNIG 1965 c) und anderen Gruppen kennen: Von mehreren nahe miteinander verwandten Gruppen sind nur oder fast nur die relativ ursprünglichen und heute artenarmen (bei den Culicoidea, siehe Abb. 1: Dixidae mit etwa 150 und Chaoboridae mit etwa 90 rezenten Arten), sehr spärlich aber die im ganzen gesehen abgeleiteten und heute artenreichen (Culicidae mit rund 2450 Arten) vertreten. Eine völlig befriedigende Erklärung für diese auffällige Tatsache steht noch aus. Da nun sicher feststeht, daß alle 3 Familien der Culicoidea bereits im Eocän vertreten waren, müssen die in Abb. 1 eingezeichneten Verzweigungen des Stammbaumes (1 und 2) bereits vor dieser Zeit erfolgt sein. Einschlüsse im Baltischen Bernstein können also bestenfalls über das Mindestalter von Teilgruppen (Unterfamilien, Tribus, Gattungen im Sinne der gegenwärtigen Systeme) etwas aussagen.

### 1. Familie Dixidae

LOEW (1850) gab an, aus dem Bernstein 4 Arten der „Gattung *Dixa*“ zu kennen. Beschrieben wurden später (von MEUNIER 1906) nur 2 Arten, *Dixa minuta* und *Dixa succinea*. Zu dieser Zeit, und noch viel später, vereinigte man auch noch alle rezenten Arten in der einen Gattung *Dixa*. Nachdem aber zunächst verschiedene Autoren mehrere Artengruppen zu Untergattungen vereinigt oder sogar als selbständige Gattungen von *Dixa* abgetrennt hatten, unterschied NOWELL (1951) bei den Dixidae 3 Unterfamilien: Paradixinae, Meringodixinae und Dixinae. Andere Autoren (z. B. HUBERT in STONE & alii 1965) sind ihm darin nicht gefolgt und bezeichnen die Unterfamilien NOWELL's wieder als Untergattungen der einen Gattung *Dixa*. Das ist zunächst nicht so wichtig. Entscheidend ist die Frage, ob die von verschiedenen Autoren unterschiedenen „Unterfamilien“, „Gattungen“ oder „Untergattungen“ monophyletische Teilgruppen der Dixidae sind oder nicht.

Aus der Merkmalsverteilung („Heterobathmie der Merkmale“; vgl. HENNIG 1965 a) und auch aus dem von NOWELL (1951) gezeichneten Stammbaum scheint mindestens hervorzugehen, daß zwischen den „Meringodixinae“ und den „Dixinae“ engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Bisher ist aber die Frage noch nicht geklärt, ob *Meringodixa* (1 Art in Kalifornien) eine besonders ursprüngliche Form ist, die den Dixinae im Sinne NOWELL's als Schwestergruppe gegenübersteht, oder ob *Meringodixa chalonensis* Nowell nur als eine besonders stark abgeleitete Art der Gattung *Dixa* anzusehen ist.

Nicht sicher geklärt ist weiterhin die Frage, ob zwischen den Dixinae sens. lat. (incl. *Meringodixa*) und den Paradixinae ein Schwestergruppenverhältnis besteht oder nicht. Man könnte das annehmen, wenn sich die im folgenden versuchsweise gegebene Deutung der Merkmalsverteilung (— ursprüngliche, + abgeleitete Ausprägungsstufe) als gut begründet erweisen sollte:

## Paradixinae

- 1— Larven ohne Haarkronen auf dem Abdomen
- 2— Erstes Glied der Fühlergeißel zylindrisch und wenigstens 5mal so lang wie breit
- 3+ „Coxite“ des männlichen Hypopygiums mit einem langen, unbehaarten Terminalfortsatz

## Dixinae

- 1+ Larven mit dorsalen Haarkronen auf den Segmenten 2—7
- 2+ Erstes Glied der Fühlergeißel spindelförmig, meist kürzer
- 3— „Coxite“ des männlichen Hypopygiums ohne langen Terminalfortsatz

Außer diesen von EDWARDS (1930) angegebenen Merkmalen nennt NOWELL (1951) noch einige weitere, die aber zum Teil problematisch oder einer Deutung bisher nicht zugänglich sind.

Es scheint demnach, daß die Dixinae (incl. *Meringodixa*) als monophyletische Gruppe am besten begründet sind. Das Vorhandensein von Haarkronen auf der Dorsal-seite des larvalen Abdomens (Merkmal 1+) hängt nach EDWARDS (1930) vielleicht damit zusammen, daß die Larven der Dixinae in stärker strömendem Wasser leben als die der Paradixinae. Demnach darf man mit EDWARDS wohl annehmen, daß die abdominalen Haarkronen ein abgeleitetes Anpassungsmerkmal der Dixinae sind und daß sie bei den Paradixinae primär fehlen.

Schwieriger ist die Fühlerbildung der Imagines zu beurteilen. Zwar scheint es, daß die Fühlerentwicklung (2—, 2+) bei den Dixidae in Richtung auf eine Verkürzung ausgeht, wobei das 1. Glied spindelförmig verdickt und der Distalabschnitt der Geißel „haarförmig“ wird. Es ist aber fraglich, ob es sich dabei um ein in allen Fällen brauchbares diagnostisches Merkmal handelt. TAKAHASHI (1958) vermochte bei den von ihm beschriebenen 10 japanischen Arten die beiden Gruppen nach diesem Merkmal nicht zu unterscheiden.

Ähnlich steht es mit dem Terminalfortsatz am Grundglied der Zange des männlichen Hypopygiums (3—, 3+). Nach den Abbildungen TAKAHASHI's scheint es, daß auch das Vorhandensein oder die Länge des Terminalfortsatzes für die japanischen Arten keine eindeutige Unterscheidung der beiden Gruppen ermöglicht. Das einzige bisher bekannte Merkmal, mit dem man vielleicht die Monophylie der Paradixinae begründen könnte, wenn es als abgeleitet zu deuten wäre (3+), ist also sehr unsicher.

Trotzdem möchte ich glauben, daß die Paradixinae und Dixinae sens. lat. als zwei im wesentlichen monophyletische Teilgruppen der Dixidae, und folglich als Schwestergruppen, anzusehen sind. Dafür spricht die geographische Verbreitung der Dixinae, die nach der Morphologie und Ökologie der Larven wohl am sichersten als monophyletische Gruppe gelten können: Sie sind vor allem in der holarktischen Region, aber auch in Afrika, Madagaskar und in der orientalischen Region verbreitet. In Südastralien, Tasmanien und Neuseeland werden sie durch die Gruppe *Neodixa*—*Nothodixa* vertreten, von der 4 Arten auch aus Süd- und Mittel-Chile beschrieben sind. Zwischen dieser Süd-Gruppe und den übrigen Dixinae liegen anscheinend breite Verbreitungslücken einerseits im papuanischen und andererseits im neotropischen Gebiet. Dieses Bild weist nach allen bisherigen Erfahrungen auf ein hohes Alter der Gruppe hin.

Die Paradixinae haben eine ganz ähnliche Verbreitung. Auch sie sind in Australien, Tasmanien und Neuseeland durch eine isolierte Artengruppe vertreten, die allerdings in Chile nicht nachgewiesen ist und der man bisher keinen eigenen Gattungs-



namen zuerkannt hat. Abweichend von den Dixinae sind die Paradixinae aber in der neotropischen Region durch eine besondere Artengruppe (*Dixella*) vertreten. Auch dieses Verbreitungsbild spricht für ein verhältnismäßig hohes Alter, und da die geographische Verbreitung bei beiden Gruppen etwa die gleiche Deutung nahelegt, ist es ziemlich wahrscheinlich, daß beide verhältnismäßig alte monophyletische Gruppen sind, auch wenn die morphologische Begründung dieser Annahme bei den Paradixinae zu wünschen übrig läßt.

Das wahrscheinlich hohe Alter der Dixinae und Paradixinae auf der einen und die geringen morphologischen Unterschiede der Imagines auf der anderen Seite lassen EDWARDS' Feststellung (1923), daß die aus dem Bernstein beschriebenen „*Dixa*“-Arten von den rezenten nur in geringfügigen Einzelheiten abweichen, als recht nichtssagend erscheinen. Man möchte wissen, zu welcher der beiden Unterfamilien, die nach dem geographischen Verbreitungsbild lange vor der Bernsteinzeit entstanden sein dürften, sie gehören, und man möchte, wenn möglich, darüber hinaus auch gern noch die Frage beantwortet haben, ob sie in der einen oder anderen Unterfamilie vielleicht sogar in bestimmte, noch engere Teilgruppen eingeordnet werden können, deren Entstehung vor der Bernsteinzeit dann ebenfalls gesichert wäre. Leider läßt sich diese spezielle Frage bis jetzt nicht beantworten, weil über das Gesagte hinaus die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Arten noch nicht geklärt sind.

Mir liegen aus dem Baltischen Bernstein 7 Exemplare vor, die zu den Dixidae gehören. Das eine davon ist der Holotypus von *Dixa minuta* Meunier. Der Holotypus (zugleich das einzige vom Autor erwähnte Exemplar) der 2. von MEUNIER (1906) beschriebenen Art ist verschollen. Als Neotypus dieser Art „*Dixa succinea* Meunier“ habe ich ein bisher nicht beschriebenes Exemplar ausgewählt, das dem geologisch-paläontologischen Institut der Universität Tübingen gehört.

Außerdem liegen mir noch 5 Exemplare aus dem Institut für Paläontologie und Museum der Humboldt-Universität Berlin vor, deren Kenntnis ich Herrn Dr. JAEGER verdanke. Sie stammen aus der Sammlung BERENDT und sind größtenteils, zweifellos von LOEW, mit Namen bezeichnet:

- 1 Exemplar als „*Dixa* ♂ sp. 1 *filicornis*“. Es ist im folgenden (S. 11) als *Paradixa filiforceps* beschrieben.
- 1 Exemplar als „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans*“. Identisch mit *Dixa minuta* Meunier (siehe S. 7).
- 1 Exemplar als „*Dixa* sp. 2 *distans* ♀“. In Wirklichkeit ein 1 ♂ und nicht zur gleichen Art gehörend wie das vorstehend genannte Exemplar. Im folgenden als *Paradixa distans* beschrieben (S. 11).
- 1 Exemplar als „*Dixa* Dr. B.“. 1 ♂, das offenbar zur gleichen Art gehört wie das vorstehend erwähnte Tier, also *Paradixa distans* (S. 11).
- 1 Exemplar „*Dixa* sp. 3 *contigua* ♀“. Als ♀ nicht näher bestimmbar und daher im folgenden nicht weiter berücksichtigt.

Es kann kaum einen Zweifel darüber geben, daß es sich um das Material handelt, auf Grund dessen LOEW (1850) das Vorkommen von 4 Arten der „Gattung *Dixa*“ im Bernstein angab. Die Namen und Beschreibungen dieser Arten sind von LOEW aber niemals veröffentlicht worden.

In dem gesamten Material, das mir aus dem Bernstein vorliegt, lassen sich 4 Arten deutlich unterscheiden. Die eine von ihnen, *Dixa minuta*, scheint mir zu den Dixinae zu gehören. Genauereres darüber ist bei der Besprechung dieser Art gesagt (siehe unten, S. 7). Die drei anderen Arten zeigen mit aller Deutlichkeit die diagnostischen Merkmale der Paradixinae. Leider ist gerade die systematische Gliederung dieser Gruppe durchaus undurchsichtig. Man könnte von der Arbeitshypothese ausgehen, daß drei im wesentlichen monophyletische Artengruppen zu unterscheiden sind:

1. Eine australisch-neuseeländische Artengruppe (7 Arten in N. S. Wales, Tasmanien und Neuseeland).
2. Eine holarktische Artengruppe (etwa 50 Arten), zu der auch die aus Südafrika beschriebene *P. harrisoni* Freeman 1956 gehört.
3. Eine neotropische Artengruppe (etwa 12 Arten), die auch als eigene Gattung, *Dixella*, abgetrennt worden ist.

Diese Arbeitshypothese müßte in der Zukunft entweder verifiziert oder widerlegt werden. Nach unseren sonstigen Erfahrungen möchte man annehmen, daß die australisch-neuseeländische Artengruppe (1) zuerst, und zwar vor der Bernsteinzeit, isoliert wurde und daß die holarktische und neotropische Artengruppe näher miteinander verwandt sind. Es ist auch möglich, daß einige holarktische Arten mit der neotropischen Gruppe (*Dixella*) näher verwandt sind als andere. NOWELL (1951) vermutet von *Dixella*, „that this genus has had a relatively recent origin and is still in the position of establishing itself“. Wenn es gelingen sollte, die Gruppe *Paradixa*—*Dixella* in mehrere monophyletische Artengruppen aufzulösen, deren Verwandtschaftsbeziehungen (Schwestergruppenverhältnisse) aufzuklären und einer von ihnen die Bernsteinfossilien zuzuordnen, dann könnte man im günstigsten Falle einen Anhalt zur Beurteilung des Zeitpunktes gewinnen, an dem die Vorfahren von *Dixella* in Südamerika eingewandert sein müssen. Ob das ohne Kenntnis der Morphologie und Ökologie der Larven, allein mit Hilfe der trivialen Imaginal-Merkmale jemals möglich sein wird, ist allerdings sehr fraglich. Auf jeden Fall ist auch hier zunächst die unzulängliche systematische Durcharbeitung der rezenten Arten eines der größten Hindernisse für die vollständige Auswertung der uns durch die Fossilien vielleicht gebotenen Möglichkeiten.

Wie oben erwähnt, leben die Larven der rezenten Paradixinae nach EDWARDS in stagnierendem oder langsam fließendem Wasser. Es ist deshalb vielleicht nicht uninteressant, daß zusammen mit dem Neotypus von *Paradixa succinea* (Meunier) im gleichen Bernsteinblock auch eine zu den Simuliidae gehörende Puppe (Prothorakalhorn mit 6 Ästen) eingebettet liegt. Da die Larven der Simuliidae auf fließendes Wasser angewiesen sind, deutet das auf die Nähe eines (wahrscheinlich langsam) fließenden Gewässers hin, in dem auch die Larven von *Paradixa succinea* gelebt haben.

#### *Dixa minuta* Meunier 1906 (Abb. 2, 4, 5, 8, 14, 15)

1906 MEUNIER, Ann. Sci. Nat. Zool. (9) 4, p. 395, Taf. XVI, Fig. 7: Flügel.

Holotypus: 1 ♂ Nr. Z 7082, Bernsteinsammlung Königsberg (z. Zt. Geologisch-Palaeontologisches Institut der Universität Göttingen).

Weiteres Material: 1 ♂ im Institut für Palaeontologie und Museum der Humboldt-Universität Berlin, Coll. BERENDT, mit der handschriftlichen, offenbar von LOEW stammenden Angabe: „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans* Original Dr. B.“

MEUNIER (1906) hatte für das einzige ihm bekannte Exemplar (♂) dieser Art die Nummer 7080 angegeben. Es ist wahrscheinlich, daß die Abweichung auf einem Versehen MEUNIER's beruht und daß das einzige erhaltene Exemplar in der Bernsteinsammlung Königsberg wirklich der Holotypus ist, zumal es auch ausdrücklich als Original zu der Arbeit MEUNIER's bezeichnet ist. Das Männchen aus der Sammlung BERENDT stimmt sehr gut mit diesem Holotypus überein.

Die Art unterscheidet sich von allen anderen Dixidae, die mir aus dem Bernstein vorliegen, durch die wesentlich geringere Körpergröße und die deutlich kürzeren Fühler (vgl. Abb. 2 mit Abb. 6). In der Fühlergeißel besteht eine deutliche Grenze zwischen dem 3. und 4. Glied (Abb. 5): Die Geißelglieder 1—3 sind verhältnismäßig dick und leicht spindelförmig, die folgenden Glieder schlank, fadenförmig. Besonders deutlich ist das bei dem Exemplar aus der Sammlung BERENDT, bei dem die Fühler besser erhalten sind als beim Holotypus. Aber auch bei diesem ist das Merkmal unverkennbar. Das 1. Geißelglied scheint länger zu sein als bei den rezenten europäischen Arten. Allerdings sind die Angaben über die Länge des 1. Geißelgliedes bei den Dixinae wider-

spruchsvoll. NOWELL (1951) gibt (p. 227) zur Unterscheidung der Dixinae und Meringodixinae an: 1. Geißelglied 4mal so lang wie breit (Dixinae) oder 6mal so lang wie breit (Meringodixinae), in der Beschreibung der Dixinae aber (ebenfalls p. 227) 1. Geißelglied wenigstens („at least“) 3- bis 4mal so lang wie breit, in der Beschreibung der Gattung *Dixa* (p. 228) aber: 1. Geißelglied 3- bis 4mal so lang wie breit, selten weniger oder mehr. Wahrscheinlich ist die Form entscheidender als die Länge. Bei *Dixa minuta* ist das 1. Geißelglied wenigstens etwa 7mal so lang wie breit. Wahrscheinlich wird man diese Art eher mit den rezenten ostasiatischen als mit den europäischen Arten vergleichen müssen. Leider hat TAKAHASHI (1958) nicht zwischen *Dixa* und *Paradixa* unterschieden.

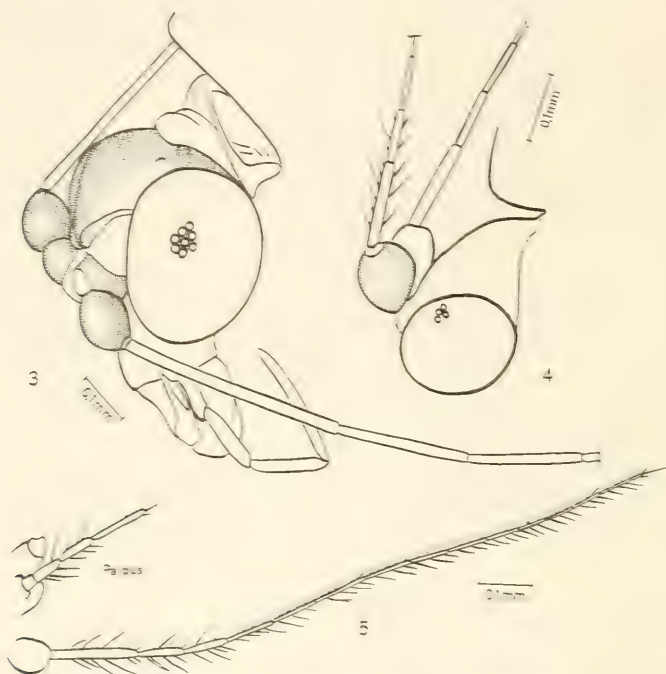


Abb. 3—5. Kopf und Fühler von *Paradixa succinea* Meunier (3: Neotypus), *Dixa minuta* Meunier (4: Holotypus; 5: das von LOEW als „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans*“ bezeichnete Exemplar der coll. BERENDT, Geolog.-Palaeontolog. Museum Berlin).

Schon EDWARDS (1923) hatte, wahrscheinlich auf Grund der zutreffenden Abbildung MEUNIER's, auf die Übereinstimmung des Flügelgeäders mit der rezenten *Paradixa obscura* Loew hingewiesen. Die r-m-Querader liegt ziemlich weit von der 1. Gabelung des Radialsektors (Abb. 8). Das ist bei beiden Exemplaren von *minuta*, die mir vorliegen, deutlich. Die rezente Art *obscura* gehört aber eindeutig zu *Paradixa*. ENDERLEIN hatte auf Grund dieses Merkmals für *obscura* die Gattung *Dixina* errichtet. Sie wird aber von den meisten neueren Autoren (außer TAKAHASHI 1958) nicht anerkannt. Jedenfalls gibt es keine Anzeichen dafür, daß *minuta* mit *obscura* oder anderen *Paradixa*-Arten, die das gleiche Merkmal besitzen, näher verwandt sein könnte. Bei den Dixinae ist die proximale Lage der r-m-Querader nach EDWARDS für die ganze Südgruppe *Neodixa*—*Nothodixa* charakteristisch. Aber auch mit dieser ist *D. minuta* sicherlich nicht näher verwandt. „*Dixina*“ *subobscura* Takahashi, bei der die r-m-Querader ebenfalls vor der Gabelung des Radialsektors liegt, könnte nach den Abbildungen der Fühler wohl zu den Dixinae gehören.



Dafür, daß die Lage der r-m-Querader bei *minuta* kein ganz zufälliges Merkmal ist, spricht die Tatsache, daß aus dem Ober-Oligocän von Aix-en-Provence eine 2. Art (beschrieben als *Eriopteritis tertiaria* Meunier) mit diesem Merkmal bekannt ist. EDWARDS (1923) sprach die Vermutung aus, daß diese Art mit *minuta* aus dem Baltischen Bernstein identisch sein könnte. Das wird sich schwerlich beweisen lassen. THÉOBALD (1937) hat dieselbe Art (wie er selbst annimmt) vom gleichen Fundort unter dem Namen „*Dixa hyalipennis*“ überflüssigerweise neu beschrieben.

NOWELL (1951) hat als weiteren Unterschied zwischen Paradixinae und Dixinae die „Bezahnung“ auf der Unterseite der Krallen des Männchens angegeben. Bei den Dixinae sollen „long fine teeth“ auf der Unterseite der Krallen der Mittel- und Hinterbeine, bei den Paradixinae „short fine teeth“ auf der Unterseite der Krallen aller Beine vorhanden sein. Ich kann in diesem Merkmal keinen Unterschied zwischen *Dixa minuta* und den anderen Arten aus dem Bernstein finden. Es scheint mir aber sehr fraglich, ob sich die beiden Gruppen auch bei den rezenten Arten nach diesem Merkmal unterscheiden lassen. Auf jeden Fall ist bisher nur ein Bruchteil der Arten daraufhin untersucht worden.

Das von EDWARDS, MARTINI und NOWELL angegebene Merkmal des Hypopygiums scheint nicht gegen die Zugehörigkeit von *D. minuta* zu den Dixinae zu sprechen. Nach MARTINI (1929/31) ist bei den Paradixinae in „der apikalen Gegend“ des Basalgliedes (Basistylus bzw. Basimerus nach der gegenwärtigen Deutung, die in den Zangen nicht Gonopoden oder Styli, sondern Parameren sieht) ein langer Fortsatz vorhanden, während bei den Dixinae dieser Fortsatz nur schwach oder rudimentär entwickelt ist. Bei *Dixa minuta* ist ein solcher Fortsatz zwar vorhanden (Abb. 14, 15), er ist aber deutlich kürzer und anders geformt als bei den *Paradixa*-Arten aus dem Bernstein (Abb. 11—13). Während er bei diesen sehr schlank, an der Spitze gebogen und gänzlich unbehaart ist, läßt sich besonders bei dem Exemplar aus der Sammlung BERENDT (Abb. 15) eine Behaarung deutlich erkennen. Zwar sind auch hier nicht alle längeren Haare erhalten, aber die von den Haarsockeln herrührende unregelmäßige Form der Begrenzung läßt keinen Zweifel über das ursprüngliche Vorhandensein der Haare bestehen. Der Fortsatz ist, was Länge und Behaarung anbelangt, nach der Abbildung NOWELL's (1951) zu urteilen, etwa mit dem der Gattung *Meringodixa* zu vergleichen, die ja ebenfalls zu den Dixinae gehören dürfte (siehe oben). Ähnliche Fortsätze scheinen auch bei einigen ostasiatischen Arten vorhanden zu sein, die nach den Abbildungen der Fühler zu urteilen (TAKAHASHI 1958) vielleicht zu *Dixa* gehören. Das Endglied (Dististylus, Distimerus) der männlichen Zangen besitzt in der Mitte der Innenseite einen vorspringenden Lappen, der mit einigen kurzen, kräftigen Dornen besetzt ist. Eine Flügelzeichnung ist bei *minuta* ebensowenig zu erkennen wie bei den anderen Dixidae aus dem Bernstein. Das bedeutet nicht unbedingt, daß sie auch bei den lebenden Tieren nicht vorhanden gewesen sein kann. Bei beiden Exemplaren sind die Flügel übrigens durch Luft getrübt, so daß auch eine etwa vorhandene Flächenzeichnung kaum erkennbar sein würde.

Als Körperlänge gibt MEUNIER 1 $\frac{1}{2}$  mm an (siehe Abb. 2).

### *Paradixa succinea* (Meunier 1906) (Abb. 3, 6, 7, 11)

1906 MEUNIER, Ann. Sci. Nat. Zool. (9) 4, p. 395, Taf. XVI, Fig. 8, 9: Flügel, Palpus; *Dixa succinea*.

Neotypus: Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen, Nr. 1312/1.

Das einzige von MEUNIER (1906) beschriebene und abgebildete Exemplar (♂, Nr. 35) ist verschollen. In der Bernsteinsammlung Königsberg ist nur das von MEUNIER in der gleichen Arbeit unter dem Namen „*Dixa minuta*“ beschriebene Exemplar vorhanden (siehe oben). Nach der Beschreibung MEUNIER's ist es unmöglich, zu entscheiden, ob er die vorliegende oder eine der nachstehend aus der Sammlung BERENDT beschriebenen Arten vor sich hatte. Wenn man „*Dixa succinea* Meunier“ nicht als nomen

dubium behandeln will, bleibt nichts anderes übrig, als den Namen willkürlich auf eine der vorliegenden Arten zu übertragen. Ich habe mich dafür entschieden, das oben bezeichnete Exemplar aus Tübingen als Neotypus der von MEUNIER beschriebenen Art anzusehen.

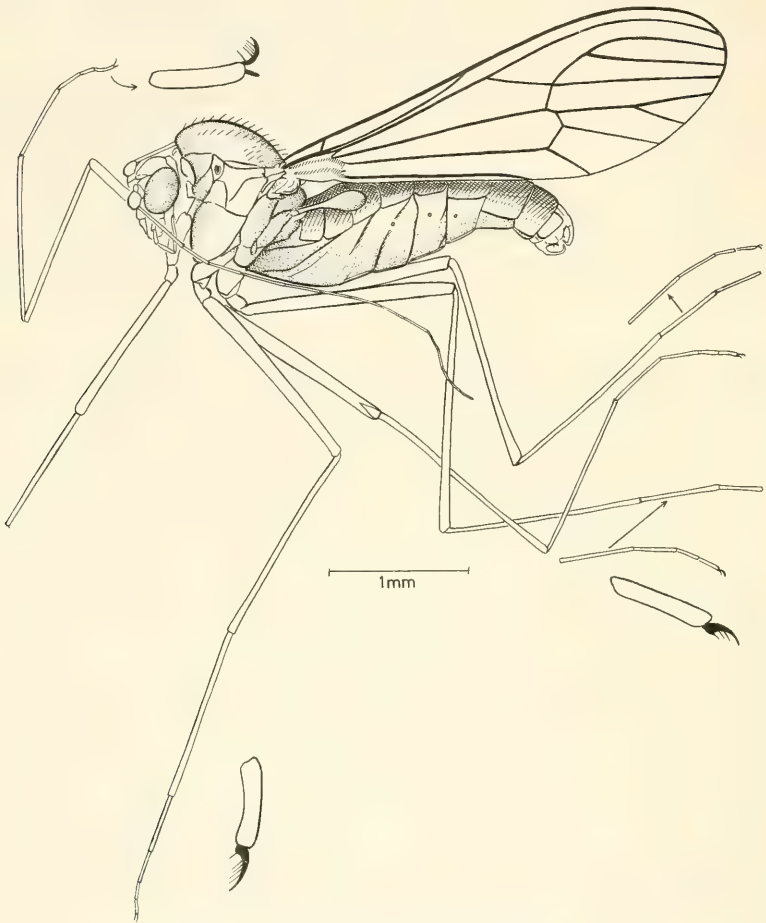


Abb. 6. *Paradixa succinea* Meunier (Neotypus).

Die langen Fühler mit ihrem sehr langen, zylindrischen 1. Geißelglied (Abb. 3) und der lange Apikalfortsatz am Grundglied (Basistylus, Basimerus) der männlichen Zangen sind diagnostische Merkmale der rezenten Paradixinae (siehe dazu oben S. 5). Die Fühlergeißel wird von der Basis zur Spitze allmählich dünner. Eine Grenze zwischen spindelförmig verdickten Basal- und schlanken fadenförmigen Distalgliedern ist nirgends zu erkennen.

Eine genaue Beschreibung dieser und der folgenden Arten hätte wenig Sinn. Um ihre Stellung innerhalb der Paradixinae zu klären, müßten zunächst die rezenten Arten sorgfältig durchgearbeitet werden (siehe dazu S. 6). In den Bestimmungstabellen (z. B. MARTINI 1929/31) werden auch nur Färbungsunterschiede angegeben, die bei den Bernsteinfossilien kaum zu erkennen sind. Wahrscheinlich müßten diese auch vor allem mit ostasiatischen, vielleicht auch nordamerikanischen Arten verglichen werden. Die ganz geringfügigen Unterschiede im Flügelgeäder (Abb. 7, 9, 10) haben wahrscheinlich

keinerlei Bedeutung. Namentlich PEUS (1936) hat auf die individuelle Variabilität des Geäders bei rezenten Arten besonders hingewiesen. Das Endglied der Zangen (Dististylus, Distimerus) des männlichen Hypopygiums (Abb. 11) ist lang und schlank, von der Basis zur Spitze gleichmäßig verschmälert. Der Endabschnitt ist am Ende hakenförmig umgebogen. Von einer Behaarung ist auf der Innenseite dieses Endabschnittes nichts zu erkennen.

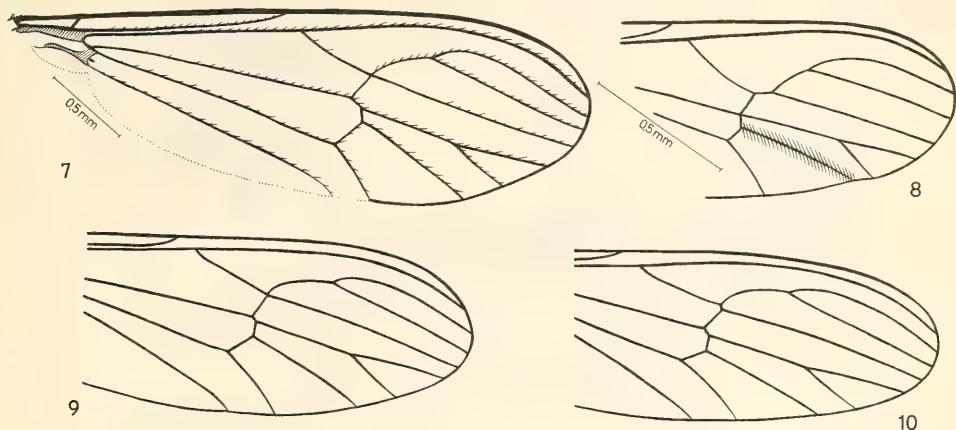


Abb. 7—10. Flügel von *Paradixa succinea* Meunier (7: Neotypus), *Dixa minuta* Meunier (8: Holotypus), *Paradixa filiforceps* n. sp. (9: Holotypus) und *Paradixa distans* (Loew) n. sp. (10: Holotypus). Maßstab für Abb. 7 und 9 wie in Abb. 7 angegeben, Maßstab für Abb. 8 und 10 wie in Abb. 8 angegeben. Der in Abb. 8 dargestellte Flügel ist an der schraffierten Stelle gefaltet.

### *Paradixa filiforceps* nova spec. (Abb. 9, 12)

Holotypus: 1 ♂ in der Sammlung BERENDT des Institutes und Museums für Palaeontologie der Humboldt-Universität, Berlin, mit der wahrscheinlich von LOEW stammenden handschriftlichen Angabe: „*Dixa* ♂ sp. 1 *filicornis* Original Dr. B. NB, frühere Abbildung auf Taf. III, Fig. 5“.

Das einzige vorliegende Exemplar gehört offenbar zu einer der 4 „*Dixa*“-Arten, deren Vorkommen im Bernstein LOEW (1850) erwähnt hat. Der von LOEW niemals veröffentlichte Name „*filicornis*“ ist inzwischen von EDWARDS für eine rezente Art vergeben worden. Der Nachweis auf eine frühere Abbildung bezieht sich offenbar auf die von HAGEN in seinem Nekrologe BERENDT's (1850, Stettin. Ent. Zeitg. 11, p. 300) erwähnten Tafeln, die für das von BERENDT geplante umfassende Bernsteinwerk gedruckt, später aber „verworfen“, d. h. niemals veröffentlicht wurden.

Unterschiede gegenüber *succinea* und *distans* kann ich nur am Hypopygium erkennen: Das lange Endglied der Zange ist in der Mitte gleichmäßig gekrümmt, so daß der Endabschnitt etwa rechtwinkelig zum Basalabschnitt steht (Abb. 12). Der ganz leicht verbreiterte Endabschnitt ist am Ende gleichmäßig gerundet und innen mit mehreren langen Haaren besetzt.

### *Paradixa distans* (Loew) nova spec. (Abb. 10, 13)

Holotypus: 1 ♂ in der Sammlung BERENDT des Institutes und Museums für Palaeontologie der Humboldt-Universität, Berlin, mit der wahrscheinlich von LOEW stammenden handschriftlichen Angabe: „*Dixa* sp. 2 *distans* ♀ Original Dr. B.“.

Paratypus: 1 ♂ in der gleichen Sammlung mit der handschriftlichen Angabe: „*Dixa* Dr. B.“.

Auch das ist offenbar eine der 4 „*Dixa*“-Arten, deren Vorkommen im Bernstein LOEW (1850) erwähnt hatte (siehe S. 6). Warum LOEW das hier als Holotypus ausgewählte Exemplar als ♀ bezeichnet hat, ist mir unklar. Es hat auch mit dem von ihm als „*distans* ♂“ bezeichneten Exemplar nichts zu tun, denn dieses gehört zu *Dixa minuta* (siehe S. 7).



Das Endglied der Zange des Hypopygiums (Abb. 13) ist in der Mitte gebogen, ähnlich wie bei *filiforceps*. Es ist aber bei beiden Exemplaren wesentlich kürzer und gedrungenener als bei dieser Art. Der Oberrand ist in eine scharfe Spitze ausgezogen. Auf der Innenseite stehen einige lange Borsten.

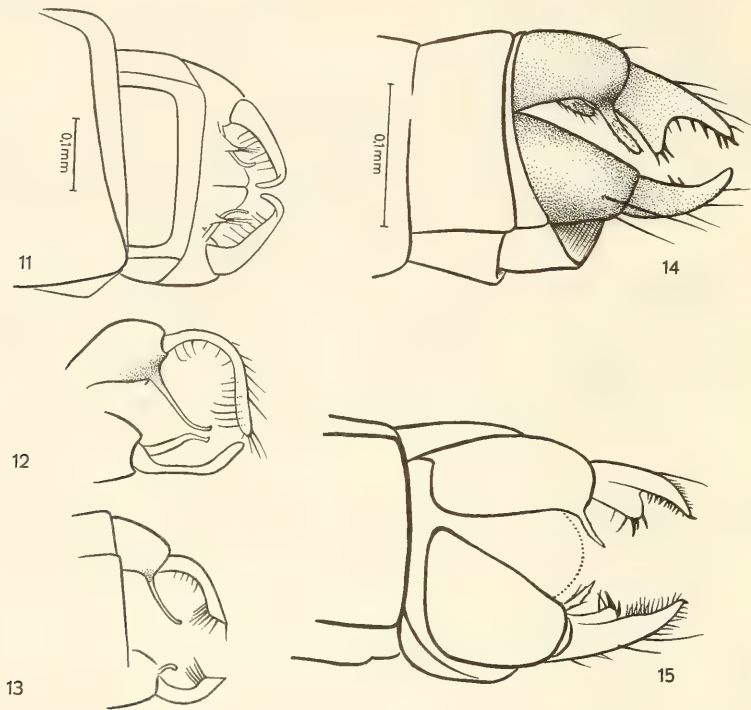


Abb. 11—15. Hypopygium des Männchens von *Paradixa succinea* Meunier (11: Neotypus), *P. filiforceps* n. sp. (12: Holotypus), *P. distans* (Loew) n. sp. (13: Holotypus) und *Dixa minuta* Meunier (14: Holotypus; 15: das von Loew als „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans*“ bezeichnete Exemplar der Sammlung BERENDT, Geolog.-Palaeontolog. Museum Berlin). Maßstab der Abb. 12 und 13 wie in Abb. 11; Maßstab der Abb. 15 wie in Abb. 14.

## 2. Familie Chaoboridae

In dieser Familie unterscheidet LANE (1949) 10 Gattungen mit zusammen 86 Arten (seither sind noch einige weitere beschrieben worden). Leider gibt es noch keine begründete Darstellung ihrer phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. MARTINI (1929/31 und früher) hielt es sogar für „nicht unmöglich, daß es sich bei den Chaoborinae (Corethrinae) überhaupt nicht um eine monophyletische Gruppe handelt“. Aber dieser Zweifel ist durchaus unzureichend begründet.

Aus dem Bernstein sind 2 Arten beschrieben: *Mochlonyx sepultus* Meunier 1902 und *Corethra ciliata* Meunier 1904.

Die Typen der zuletzt genannten Art sind leider verschollen. Sie würden wahrscheinlich am ehesten Schlüsse auf das Mindestalter mehrerer Teilgruppen der Chaoboridae ermöglichen, da die um *Chaoborus* zu gruppierenden Gattungen der Chaoboridae am artenreichsten und am deutlichsten gegliedert sind.

Dagegen sind die beiden von MEUNIER (1904) unter dem Namen *Mochlonyx sepultus* beschriebenen Exemplare erhalten. Sie befinden sich zur Zeit im Geologisch-paläontologischen Institut der Universität Göttingen und tragen die Nummern Z 9159 und

Z 9128 (Abb. 16—21). MEUNIER hatte zwar für eines der beiden von ihm erwähnten Tiere die Nummer 9.121 angegeben. Das war aber wahrscheinlich ein Schreib- oder Druckfehler. EDWARDS (1923) vermutet mit Recht, daß *sepultus* Meunier mit der von LOEW (1861) erwähnten *Mochlonyx atavus* identisch ist. Er bezeichnet (1932) *atavus* als nomen nudum. Aber man könnte wohl LOEW's Angabe von 1850, daß sich die ihm aus dem Bernstein bekannte *Mochlonyx*-Art (also offenbar diejenige, die er später *atavus* nannte) von der rezenten „*velutinus*“ durch größere Stärke des 2. Tastergliedes unterscheidet, als Diagnose gelten lassen. Leider sind LOEW's Exemplare verschollen.

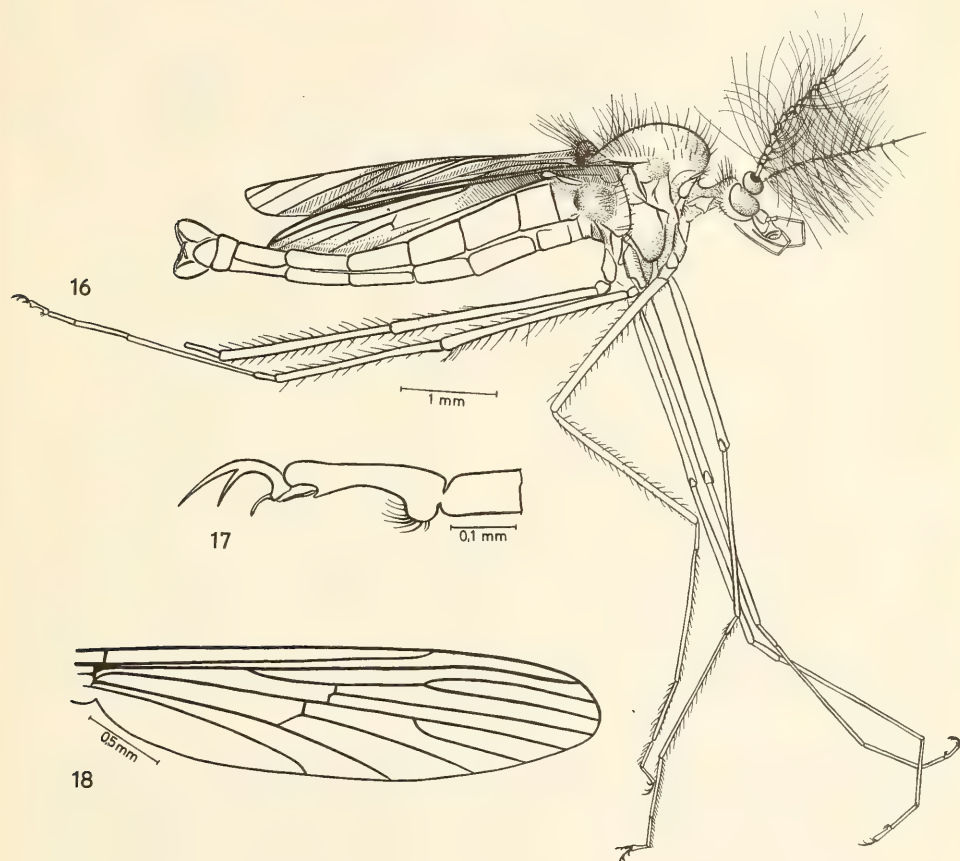


Abb. 16—18. *Mochlonyx sepultus* Meunier — 16: Habitus (Exemplar Nr. Z 9159); 17: Endglied des Mitteltarsus (nach demselben Exemplar); 18: Flügel (Exemplar Nr. Z 9128).

Es ist so gut wie sicher, daß die rezenten Arten der Gattung *Mochlonyx* tatsächlich eine monophyletische Gruppe bilden, zu der auch die Art aus dem Bernstein gehört. Nach EDWARDS (1932) sind 4 rezente Arten zu unterscheiden, von denen 1 in Europa, 2 in Nordamerika endemisch sind, während die 4. über die ganze holarktische Region verbreitet ist.

Eine Beantwortung der Frage, welche Beziehungen zwischen *sepultus* aus dem Bernstein und den rezenten Arten bestehen, würde eine sehr genaue vergleichende Untersuchung aller Arten erfordern und ohne große Bedeutung sein. Ich begnüge mich daher mit der Wiedergabe einiger Abbildungen der fossilen Art (Abb. 16—21).

Auffallend ist, daß die so scharf umschriebene Gattung *Mochlonyx* in der mediterranen Subregion fehlt. Die paläarktischen Arten sind nur aus Mittel- und Nord-europa bekannt, und auch in Nordamerika hat die Gattung anscheinend eine mehr nördliche Verbreitung. Sie scheint also im Bernstein eindeutig ein Vertreter des nicht sicher nachweisbaren nördlichen Faunenelementes zu sein. Noch merkwürdiger, im Hinblick auf ihr Vorkommen im Bernstein, sind die ökologischen Verhältnisse der Gattung. Nach

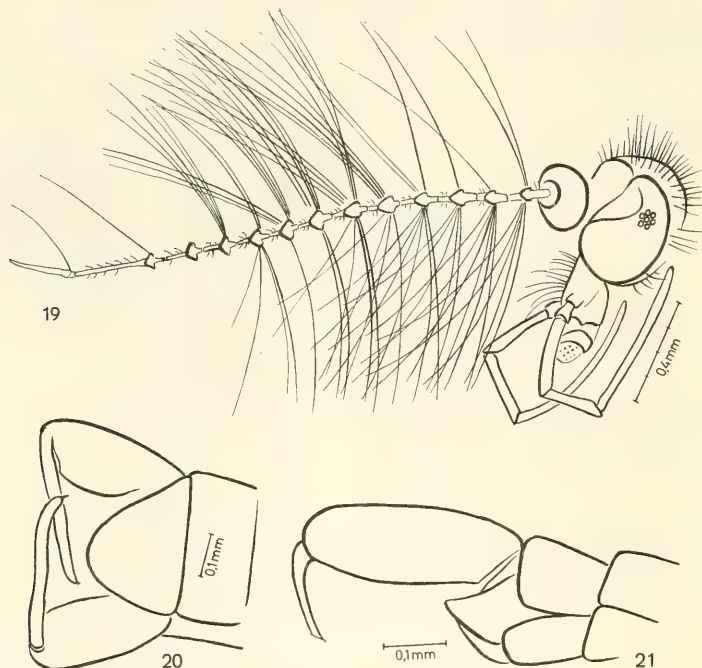


Abb. 19—21. *Mochlonyx sepultus* Meunier — 19: Kopf mit Palpen und linkem Fühler (Exemplar Nr. Z 9159); 20: Hypopygium (Exemplar Nr. Z 9159); 21: Hypopygium, Seitenansicht (Exemplar Nr. Z 9128).

MARTINI (1929/31) finden sich die Larven „vor allem im ersten Frühjahr in Schneewasser und Regentümpeln (mit den *Aedes*-Larven), die im Sommer austrocknen. Die Mücken scheinen kurzlebig zu sein. Die Arten überdauern wohl den größten Teil des Sommers und den Winter als Eier.“ Auch EDWARDS (1932) gibt an, daß nur 1 Generation im Jahr auftritt. Es ist nicht leicht, diese ökologische Charakterisierung der Gattung *Mochlonyx* mit dem in Einklang zu bringen, was sonst über die klimatischen Verhältnisse im Bernsteinwald bekannt ist.

### 3. Familie Culicidae

Aus dem Baltischen Bernstein erwähnt LOEW (1850, p. 29) eine Art, von der er angibt, sie gehöre „der Gattung *Culex* selbst an und ist von *Culex pipiens* und vielen der verwandten lebenden Arten schwer zu unterscheiden . . .“ Man muß diese Angabe bei der Kennerschaft LOEW's durchaus ernst nehmen. Leider ist das Tier verschollen, und später ist nie wieder ein Exemplar aus der Familie Culicidae im heutigen Sinne im Bernstein gefunden worden.

Von der angeblich aus dem Bernstein beschriebenen *Culex loewii* Giebel hat EDWARDS (1923 und 1932) schon richtig angegeben, daß sie in Wirklichkeit aus dem Kopal stammt. Er vermutet, daß sie mit der rezenten *Aedes fulgens* Edw. identisch ist.



Der Typus ist erhalten und befindet sich unter der Nummer 4179 im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg. Einem guten Kenner der Culicidae wird es sicher möglich sein, die Art genau zu identifizieren.<sup>1</sup>

Die bisher bekannten fossilen Culicidae sind im übrigen bei STONE, KNIGHT & STARCKE (1959, p. 285) aufgeführt. Außer den bereits von EDWARDS (1923) kritisch besprochenen Arten sind vor allem *Anopheles rottensis* Statz 1944, *Mansonia martinii* Statz 1944 und *Mansonia varivestita* Statz 1941 aus dem Ober-Oligocän von Rott im Siebengebirge wichtig. STATZ hat diese Arten von MARTINI begutachten lassen. Sie sind zwar jünger als der Baltische Bernstein. Wenn aber einerseits ihre systematische Einordnung und andererseits der Stammbaum der Culicidae von ROSS (1951) nur einigermaßen richtig sind, dann bestätigen sie zusammen mit *Aedes protolepis* Cockerell, *Culex vectensis* Edwards und *Taeniorhynchus? cockerelli* Edwards aus dem Mittel-Oligocän der Isle of Wight (EDWARDS 1923) die auch nach anderen Erwägungen wahrscheinliche Annahme, daß die Culicidae im Alttertiär bis in sehr untergeordnete Teilgruppen aufgespalten waren.

Ich bin von der Frage ausgegangen, ob es richtiger ist, bei den Culicoidea mehrere Familien (mindestens Dixidae, Chaoboridae, Culicidae) oder nur eine Familie (Culicidae im Sinne der älteren Autoren) zu unterscheiden. Die Frage ist schon frühzeitig ausdrücklich gestellt worden (EYSELL 1905), und sie drängt sich auch ganz von selbst auf angesichts der Tatsache, daß hier bis in die neueste Zeit verschiedene Autoren ganz verschiedene Standpunkte einnehmen. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den in Frage stehenden Gruppen werden dadurch nicht berührt. Sie sind wohl immer („Stammbäume“ von MARTINI 1931, MONTSCHADSKY 1937, ROSS 1951, ROHDENDORF 1964) übereinstimmend, und zwar genauso wie in der vorliegenden Arbeit (Abb. 1), angenommen worden. Wenn es nun richtig ist, daß „there is no known biological phenomenon that would make an array of forms a family rather than a genus“ (DOBZHANSKY 1963), dann ist jede weitere Frage nach dem Rang dieser Gruppen sinnlos, und ihre Erörterung wäre bestenfalls gerechtfertigt als der Versuch, zu einer zweckmäßigen Konvention zu gelangen. Verknüpft man sie aber mit der Frage nach dem Alter der Gruppen, dann wird sie identisch mit der Frage nach der Vergleichbarkeit der Gruppen in einem genau bestimmten Sinne (HENNIG 1965 b, c). Wählt man etwa die Acalyptraten- und Säugetierfamilien zur Bezugsbasis, dann ist von diesem Standpunkt aus die Unterscheidung mehrerer Familien bei den Culicoidea auf jeden Fall „richtiger“ als jede andere zur Zeit angebotene Lösung. Allerdings stellt sich dann sofort auch die Frage nach dem Range der Untergruppen dieser Familien: Ist es z. B. richtig, daß im Katalog der nearktischen Dipteren (STONE & alii 1965) bei den Culicidae (STONE) 3, bei den Chaoboridae (COOK) ebenfalls 3 Unterfamilien mit jeweils mehreren Tribus unterschieden, während bei den Dixidae (HUBERT) alle Arten in einer Gattung zusammengefaßt werden oder kommt man dem Ziele, alle in einem genau bestimmten Sinne vergleichbaren Gruppen mit dem gleichen Range zu bezeichnen, näher, wenn man auch bei den Dixidae mit NOWELL (1951) 2 oder 3 Unterfamilien unterscheidet? Die vorstehenden Erörterungen (S. 5—6) zeigen, daß für die Dixidae die zuletzt genannte Alternative richtiger sein dürfte.

### Literaturverzeichnis

- BODE, A.: Die Insektenfauna des ostniedersächsischen Oberen Lias. — Palaeontographica 103 (A), p. 1—375, Stuttgart 1953.
- DOBZHANSKY, TH.: Genetic Entities in Hominid Evolution. In Sh. L. WASHBURN, Classification and Human Evolution, p. 347—362, Chicago 1963.
- EDWARDS, F. W.: Oligocene Mosquitoes in the British Museum, with a Summary of our present Knowledge concerning fossil Culicidae. — Quart. Journ. Geol. Soc. 79, p. 139—155, 1923.

<sup>1</sup> Dr. P. F. MATTINGLY, London, hat inzwischen ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Toxorhynchites* festgestellt.

- EDWARDS, F. W.: Culicidae, in: *Diptera Patag. S. Chile* 2, p. 99—110, London 1930.
- Culicidae, in: *Genera Insectorum* 194, Brüssel 1932.
- EYSELL, A.: Sind die „Culiciden“ eine Familie? — *Berichte d. Vereins f. Naturkunde Cassel* 49, p. 3—11, 1905.
- FREEMAN, P.: A Revision of the Species of *Dixa* from Africa South of the Sahara. — *Proc. R. Ent. Soc. London (B)* 25, p. 163—170, 1956.
- HENDEL, FR.: *Diptera = Fliegen* in KÜENTHAL-KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie* 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, Berlin 1936—1937.
- HENNIG, W.: Flügeläder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — *Beitr. Ent.* 4, p. 245—388, 1954.
- Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — *Beitr. Ent.* 10, p. 221—329, 1960.
- Phylogenetic Systematics. — *Ann. Rev. Ent.* 10, p. 97—116, 1965 a.
- Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — *Stuttgart. Beitr. Naturkunde* 141, p. 1—100, 1965 b.
- Die Acalyptraten des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — *Stuttgart. Beitr. Naturkunde* 145, p. 1 bis 215, 1965 c.
- LANE, J.: Zoogeography of the Culicidae in the World. — *Arquiv. Mus. paranense* 7, p. 247—264, Curitiba 1949.
- LOEW, H.: Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — *Programm Realschule Meseritz*, 44 pp., 1850.
- Über die Dipterenfauna des Bernsteins. — *Amtl. Ber. Vers. Dtsch. Naturf. Ärzte* (1860), p. 88—98, Königsberg 1861.
- MARTINI, E.: 11. u. 12. Culicidae in E. LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, Band III (Lieferg. 33, 35, 38, 40, 46, 48, 53), Stuttgart 1929—1931.
- Konvergenzen und Korrelationen im engsten systematischen Raum. — *Zool. Anz.* 93, p. 239 bis 262, 1931.
- MEUNIER, F.: Les Culicidae de l'ambre. — *Rev. Sci. Bourbonnais* 15, p. 199—200, 1902.
- Sur un *Corethra* de l'ambre de la Baltique. — *Bull. Soc. Ent. France* (1904), p. 89—91, 1904.
- Monographie des Tipulidae et des Dixidae de l'ambre de la Baltique. — *Ann. Sci. Nat. Zool.* (9) 4, p. 349—401, Paris 1906.
- MONTCHADSKY, A. S.: Die Evolution der Larven und ihre Beziehung zu der Evolution der Imagines in der Familie Culicidae. — *Bull. (Izvest.) Acad. Sci. URSS (math.-nat. Cl., Ser. Biol.)* 4, p. 1329—1351, 1937.
- NOWELL, W. R.: The Dipterous family Dixidae in western North America. — *Microentomology* 16, p. 185—270, 1951.
- Addenda to the Synoptique Catalogue and Annotated Bibliography of the Dipterous Family Dixidae, published in *Microentomology*, volume 16, part 2, 1951. — *Microentomology* 23, p. 131—135, 1958.
- PEUS, F.: Zur Kenntnis der Dixiden-Fauna Nordeuropas. — *Norsk Ent. Tidskr.* 4, p. 117—187, Oslo 1936.
- ROHDENDORF, B. B.: Organy dwuschenija dwukrylych nasekomykh i ich proischozhenie. — *Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk* 35, p. 1—180, Moskau 1951 (deutsch: Die Bewegungsorgane der Zweiflügler-Insekten und ihre Entwicklung, in *Wiss. Zeitschr. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-nat. Reihe*, 8, p. 73—119, 269—308, 435—454, 1958/59).
- Diptera, in A. ORLOW & alii, *Osnowy paleontologii* 9, p. 307—344, Moskau 1962.
- Istoritscheskoje razwitiye dwukrylych nasekomykh. — *Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk* 100, p. 1—311, Moskau 1964.
- ROSS, H. H.: Conflict with *Culex*. — *Mosquito News* 11, p. 128—132, 1951.
- STATZ, G.: Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligocän von Rott, V. Familie Culicidae (Stechmücken). — *Palaeontographica* 95 A, p. 108—121, 1944.
- STONE, A., KNIGHT, K. L., & STARCKE, H.: A Synoptic Catalog of the Mosquitoes of the World. The Thomas Say Foundation, vol. 6. Washington 1959.
- STONE, A., & alii: A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. — *Agriculture Handbook* No. 276. Washington 1965.
- TAKAHASHI, M.: Revision of Japanese Dixidae. — *Mushi* 32, p. 1—18, 1958.
- THÉOBALD, N.: Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. — *Bull. mens. Soc. Sci. Nancy (N. S.)* 2 bis, p. 1—473, 1937.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

57410613  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Juni 1966

Nr. 154

## Conopidae im Baltischen Bernstein (Diptera; Cyclorrhapha)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 27 Abbildungen



Die Conopidae sind — ganz abgesehen von ihrer eigenartigen Morphologie und Lebensweise — eine besonders interessante Gruppe, weil sie nach Ansicht verschiedener Autoren der Gesamtheit aller übrigen Schizophora als Schwestergruppe gegenüberstehen. Dazu ist allerdings zu bedenken, daß in die „Familie Conopidae“ bis in die allerjüngste Zeit die Stylogastridae eingeschlossen wurden. ENDERLEIN (1936) verwendet für die beiden Schwestergruppen die Namen Archischiza (mit der einzigen Familie Conopidae) und Muscaria (alle übrigen Schizophora). SÉGUY (1951 in GRASSÉ) nennt sie, weniger glücklich, Conopoidea und Muscoidea. Auch HENDEL (1936/37 in KÜKENTHAL-KRUMBACH) und ROHDENDORF (1964) vertreten die Annahme, daß zwischen den beiden Gruppen ein Schwestergruppenverhältnis besteht. ROHDENDORF bringt das in seiner Stammbaumzeichnung (p. 265, Fig. 85) und HENDEL mit Worten (p. 1876) zum Ausdruck: „Die sonst spezialisierten Conopiden zweigen danach vor der Gabelung der Schizophoren in Acalyptratae und Calyptratae ab ...“ In ihren Systemen lassen beide Autoren ihre Überzeugung allerdings nicht erkennen; denn beide sind Anhänger einer typologischen Systematik: Ihre Systeme sind keine genauen Darstellungen der von ihnen angenommenen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen.

Mit der Frage, ob die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Archischiza und den Muscaria (bzw. Conopoidea und Muscoidea im Sinne von SÉGUY) berechtigt ist, habe ich mich früher (1958) auseinandergesetzt mit dem auch heute noch gültigen Ergebnis, daß man „trotz der noch durchaus unzulänglichen Begründung das Bestehen eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Conopidae und den übrigen Schizophora“ doch wohl für wahrscheinlich halten“ muß.

Sollte sich das bestätigen, dann hätten wir bei den Schizophora also 2 Schwestergruppen, von denen die eine (Archischiza) nur rund 650—700, die andere (Muscaria) aber rund 27 000 Arten (beides nach den Angaben nach ROHDENDORF 1964) umfaßt. Ähnliche Fälle sind nicht selten (man denke nur an die Acrania—Craniota, die Agnatha—Gnathostomata usw.), aber in jedem Falle tritt die Frage auf, wodurch der so verschiedene Umfang der beiden Gruppen erklärt werden kann: Hat sich die artenarme Gruppe (in unserem Falle: Archischiza) von Anfang an in viel geringerem Tempo entfaltet als ihre heute artenreiche Schwestergruppe (in unserem Falle: Muscaria), oder war das Tempo der Artspaltung (Speziation) ursprünglich gleich und hat es dann für eine der beiden Gruppen eine Katastrophe (oder auch mehrere Katastrophen) gegeben, so daß wir heute nur noch spärliche Trümmer dieser Gruppe vor uns haben? Gehören die heutigen Arten der Archischiza mehreren Teilgruppen an, die, je für sich genommen, genauso alt sind wie die ältesten Teilgruppen (z. B. Familien oder Überfamilien) der Muscaria, oder gehören sie alle nur einem einzigen überlebenden Teilzweige an, der erst in neuerer Zeit wieder zu stärkerer Entfaltung gekommen ist?

Um diese Fragen beantworten zu können, müßte man zunächst die monophyletischen Teilgruppen der Archischiza kennen. Dann erst könnte man, mit Hilfe von etwaigen Fossilienfunden und durch Analyse der geographischen Verbreitung, unter-



suchen, wie alt diese sind. Leider gehören die Archischiza zu denjenigen Dipteren-Gruppen, deren System noch weitgehend formalistisch-typologisch begründet ist. Inwiefern dieses System die tatsächlichen phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Arten zum Ausdruck bringt, muß erst noch untersucht werden. Das stößt auf große Schwierigkeiten, weil dazu die genauere Untersuchung von Gattungen und Arten aus verschiedenen tiergeographischen Regionen nötig wäre, die in den meisten Sammlungen nur spärlich oder überhaupt nicht vertreten sind.

Die meisten Autoren nehmen, wie schon gesagt, nur eine Familie, Conopidae, an. Meist werden in dieser (HENDEL 1936/37 in KÜKENTHAL-KRUMBACH, KRÖBER, z. B. 1939/40) 4 oder 5 Unterfamilien unterschieden: Conopinae, Stylogasterinae, Dalmaniinae, Myopinae und eventuell Zodioninae. ROHDENDORF (1964, p. 104) errichtete für die Gattung *Stylogaster* eine eigene Familie, Stylogastridae. Es ist möglich, daß zwischen diesen Stylogastridae und den übrigen Archischiza (Conopidae im Sinne von ROHDENDORF) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Ich werde daher im folgenden von den Stylogastridae und Conopidae im Sinne von ROHDENDORF sprechen, ohne mich zunächst auf die Frage nach der Berechtigung des Familienranges dieser beiden Gruppen einzulassen.

Bei den Conopidae in diesem engeren Sinne erkennt ZIMINA (1960) nur 2 Teilgruppen (Unterfamilien) an: Myopinae (einschließlich der Zodioninae und Dalmaniinae anderer Autoren) und Conopinae. Es ist möglich, daß beide Unterfamilien als monophyletische Gruppen gut begründet sind und damit ebenfalls in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen.

Die Unterscheidung der beiden Unterfamilien stimmt auch, wenn man von der Gattung *Stylogaster* absieht, mit derjenigen überein, die HANDLIRSCH (1921 in SCHRÖDER) für die Einordnung der wenigen bekannten Fossilien verwendet. HANDLIRSCH nennt bei den Conopinae nur die Gattung *Conops* aus dem Kopal, der uns hier wegen seines geringen Alters nicht weiter zu beschäftigen braucht, und bei den Myopinae die Gattungen *Poliomyia* und *Palaeomyopa*. *Poliomyia recta* wurde von SCUDDER aus dem Eocän des Green River, Wyoming (Nordamerika), beschrieben. Die beiden Abbildungen (SCUDDER 1890, Taf. 9, Fig. 20 und 21) lassen nur erkennen, daß die Art, nach der allgemeinen Körperform und dem Flügelgeäder zu urteilen, vielleicht wirklich zu den Conopidae gehören könnte. Auf keinen Fall begründen läßt sich die Einordnung in die Unterfamilie Myopinae. Nach den spärlichen erkennbaren Merkmalen könnte *Poliomyia* ebenso gut in die Stammgruppe der Archischiza gehören, aus der sowohl die Stylogastridae wie die Conopidae hervorgegangen sind. Da die erkennbaren Merkmale von *Poliomyia* deren Zugehörigkeit zu den Conopidae nicht mit Sicherheit beweisen, die Existenz der Archischiza, wenn sie wirklich die Schwestergruppe der Muscaria sind, im Eocän aber ohnehin mit Sicherheit angenommen werden muß, ist der Fund praktisch bedeutungslos.

Die zweite von HANDLIRSCH erwähnte Gattung, *Palaeomyopa*, wurde von MEUNIER (1899) aus dem Baltischen Bernstein beschrieben. Schon vor ihm hatte LOEW (1850) kurz über den Fund einer ihm neu erscheinenden Gattung aus der „Familie Myopina“ berichtet, ohne ihr einen Namen zu geben. Auch MEUNIER beschrieb das ihm vorliegende Exemplar nur kurz und gab ihm zunächst nur einen Gattungs- (*Palaeomyopa*), aber keinen Artnamen. Später (1912) gab er auch der Art einen Namen (*tertiaria*). In einer weiteren Arbeit beschreibt MEUNIER (1916) eine 2. Art unter dem Namen „*Palaeosicus loewi*“, die von HANDLIRSCH übersehen wurde.

Der Typus von *Palaeomyopa terciaria* Meunier ist leider verschollen, der von *Palaeosicus loewi* Meunier aber befindet sich noch in der Königsberger Bernsteinsammlung. Außer ihm liegen mir noch zwei weitere, unbenannte Exemplare aus dem British Museum vor. Sie stammen aus der Sammlung LOEW's und sind möglicherweise die Exemplare, auf denen die Angaben dieses Autors über das Vorkommen von Conopidae

im Baltischen Bernstein beruhen. Beide Exemplare stimmen bis auf geringfügige Unterschiede im Flügelgeäder, die sich wahrscheinlich im Rahmen der individuellen Variabilität einer Art halten, miteinander und mit dem Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier überein. Ich vermute, daß diese Art mit *Palaeomyopa tertiaria* Meunier identisch ist. Danach wären also alle bisher aus dem Baltischen Bernstein bekannt gewordenen Conopidae mit diesem Namen zu bezeichnen (genauerer siehe unten S. 21—22).

Die systematische Stellung von *Palaeomyopa tertiaria* läßt sich am besten in Verbindung mit einer Besprechung der Merkmale erörtern, die für die verschiedenen Teilgruppen der Archischiza charakteristisch zu sein scheinen.

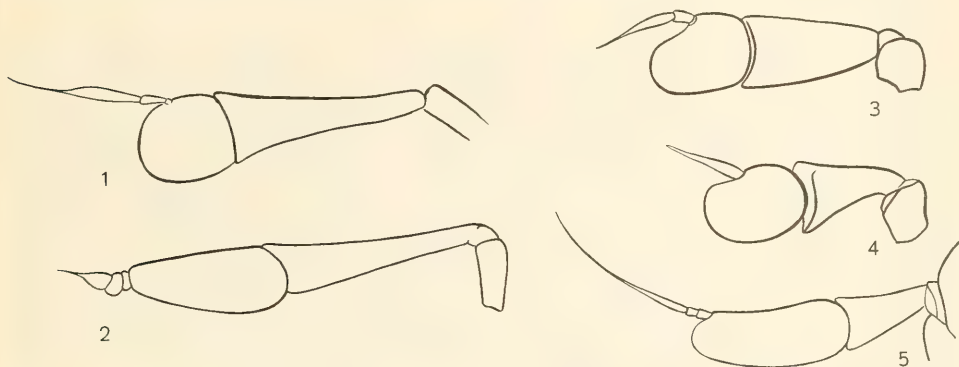


Abb. 1—5. Fühler von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (1), *Brachyglossum capitatum* Loew (2), *Myopa curtirostris* Kröber (3), *Zodion cinereum* Fabr. (4) und *Stylogaster leonum* Westwood (5).

## 1. Fühler

Bei den Conopinæ sind die Fühler verlängert (Abb. 2). Die Fühlerborste steht stets als „Endgriffel“ an der Spitze des verlängerten 3. Fühlergliedes. Das ist zweifellos ein abgeleitetes Merkmal, das zur Begründung der Annahme von der Monophylie der Conopinæ dienen kann. Relativ ursprünglich ist aber das Vorhandensein von 3 deutlichen Gliedern der Fühlerborste (am deutlichsten und ursprünglichsten wohl bei *Neobrachyglossum*: Taf. B, Fig. 2, bei KRÖBER 1925, in LINDNER). Ob die Kürze der Fühler bei der *Brachyceraea*-Gruppe (sensu KRÖBER) ursprünglich oder, wie ich annehmen möchte, sekundär ist, wäre zu untersuchen.

Bei den Myopinæ (Abb. 3—4) scheinen die Fühler wegen ihrer Kürze, wegen der „normaleren“ Form des 3. Gliedes und wegen der dorsalen Stellung der Fühlerborste auf den ersten Blick ursprünglicher zu sein als bei den Conopinæ. Aber die Fühlerborste ist sehr kurz. Sie besitzt anscheinend niemals mehr als 2 deutliche Glieder (KRÖBER 1939, p. 362): Das 1. Glied ist stark reduziert und anscheinend niemals vollkommen deutlich erkennbar. Auch das sind abgeleitete Merkmale, die ihrerseits für die Monophylie der Myopinæ sprechen. Nach der Form des Kopfes und der Fühlergruben möchte ich annehmen, daß auch die Kürze der Fühler bei den Myopinæ kein ursprüngliches, sondern ein abgeleitetes Merkmal ist. Sie dürfte sekundär, durch die Verkürzung ursprünglich längerer Fühler, entstanden sein.

Bei den Stylogastridae zeigen die Fühler wahrscheinlich die ursprünglichste Ausbildung unter allen rezenten Archischiza. Das gilt insbesondere für die deutliche Dreigliedrigkeit und für die Länge der Fühlerborste (Abb. 5). Abgeleitet sind wahrscheinlich die Länge des 3. Fühlergliedes und die subapikale Stellung der Fühlerborste. An eine Synapomorphie mit den Conopinæ darf man bei diesen Merkmalen aber wohl nicht denken, weil u. a. der Bau des Rüssels gegen eine nähere Verwandtschaft der beiden Gruppen spricht.

Bei *Palaeomyopa tertiaria* sind die Fühler (Abb. 1) anscheinend noch ursprünglicher als bei allen rezenten Archischiza. Das 3. Fühlerglied ist kurz. Die Fühlerborste ist in dorsaler Stellung; sie besitzt 3 deutliche Glieder. Das 3. Glied ist, bis auf einen kurzen Endabschnitt, zwar verbreitert, aber verhältnismäßig sehr lang. Nur die Verlängerung des 2. Fühlergliedes, und damit die Länge der Fühler im ganzen, entspricht einem abgeleiteten Grundplanmerkmal der Gruppe Archischiza. Die Übereinstimmung der Fühler aller vorliegenden Exemplare mit beiden Abbildungen MEUNIER'S (1899 und 1916) ist einer der Gründe, die dafür sprechen, daß diesem Autor die gleiche Art vorlag, obwohl er sie unter zwei verschiedenen Gattungs- und Artnamen beschrieb.

## 2. Praefrons und Fühlergruben

Die Conopinae besitzen (mit einer Ausnahme: *Tropidomyia*; siehe unten) deutliche Fühlergruben, die durch einen schmalen und scharfen Kiel getrennt sind. Außerdem ist der obere Teil der Praefrons, vor der Bogennaht, stark entwickelt, so daß die Fühler auf einem unpaaren Sockel stehen. Die Schenkel der Bogennaht, zu beiden Seiten dieses Sockels, sind kurz. Nach dem mir vorliegenden Material will mir scheinen, als könne man von diesen Verhältnissen aus, die dem Grundplan der Unterfamilie entsprechen dürften, eine deutliche Weiterentwicklung beobachten: Bei einigen abgeleiteten Conopinae (Abb. 9) ist der obere Teil der Praefrons zurückgebogen. Der Fühlersockel ist daher kurz, und das erste Fühlerglied ist infolgedessen mehr nach oben gerichtet. Hervorgerufen wurde diese Veränderung möglicherweise durch die Verlängerung des Rüssels, der dadurch mit den langen Fühlern in störenden Konflikt geriet und diese zum Ausweichen zwang.

Bei den Myopinae ist das „Untergesicht nie gekielt“ (KRÖBER 1939, p. 362). Der obere Teil der Praefrons (des „Untergesichtes“) bildet eine einheitliche, ziemlich tiefe Fühlergrube, die in der Mittellinie aber doch oft einen schwachen Kiel besitzt. Die Fühler sind, wie oben bereits erwähnt, verhältnismäßig kurz. Ein unpaarer, von der oberen Praefrons gebildeter Fühlersockel ist nicht vorhanden. Meiner Ansicht nach sind das abgeleitete Merkmale, die vielleicht ebenfalls mit einer Verlängerung des Rüssels, die aber in anderer Weise erfolgte als bei den Conopinae, zusammenhängt: Die Fühler wurden hier verkürzt, so daß auch die Fühlergruben, unter Rückbildung des sie trennenden Kieles, verkürzt werden konnten. Der ganze Kopf (Abb. 7) erscheint bei den Myopinae „aufgeblasen“ (Loew 1850), die Backen sind stark verbreitert, und die Augen erscheinen, zum Teil deshalb, kleiner als bei den Conopinae. Das Fehlen des Fühlersockels hängt vielleicht ebenfalls mit diesen Veränderungen zusammen: Er wurde durch die Verkürzung der Fühler überflüssig und zurückgebildet.

Für diese Deutung sprechen die Merkmale von *Palaeomyopa* (Abb. 24 B). Hier sind lange Fühler vorhanden, für deren Ursprünglichkeit (bezogen auf den Grundplan der Conopidae), wie oben gesagt, Ausbildung und Stellung der Fühlerborste sprechen und die auf einem ausgeprägten Fühlersockel stehen. Fühlergruben sind nicht vorhanden. Die Praefrons hat in der Mittellinie einen ausgeprägten Kiel, von dem aus sie nach beiden Seiten, wie von einem Dachfirst, bis zu den Augenrändern ziemlich gleichmäßig abfällt (Abb. 24 A). Diese Ausbildung der Praefrons besitzen unter den rezenten Archischiza nur die Stylogastridae. Allerdings fehlt diesen der bei *Palaeomyopa* vorhandene Fühlersockel. Die Übereinstimmungen zwischen *Palaeomyopa* und den Stylogastridae beruhen wahrscheinlich auf Sympletiomorphie. Wie das im einzelnen zu verstehen ist, soll aber erst nach der Besprechung des Rüssels gezeigt werden.

Zunächst muß aber noch auf die Gattung *Tropidomyia* hingewiesen werden, die zu den Conopinae gehört und nach KRÖBER (1925) in dieser Unterfamilie die „einzige Gattung mit hochgekieltem, grubenlosem Untergesicht“ ist.

Ich verdanke Herrn Dr. S. CAMRAS, Chicago, ein Exemplar von *Tropidomyia bimaculata* (Brasilien). Hier fällt das „Untergesicht“ keineswegs von der Mittellinie



nach beiden Seiten hin gleichmäßig ab. Vielmehr ist in der Mitte wie bei anderen Conopinae ein scharfer, erhabener Kiel vorhanden, neben dem unten zu beiden Seiten auch ganz flache Gruben liegen, die sich nach oben hin in ganz flache Rinnen zu beiden Seiten des scharf begrenzten Mittelkieses fortsetzen. Ich glaube daher sicher, daß die Fühlergruben hier sekundär reduziert sind und daß *Tropidomyia* in der Bildung des „Untergesichts“ keineswegs unmittelbar an *Palaeomyopa* und die Stylogastridae anzuschließen ist.

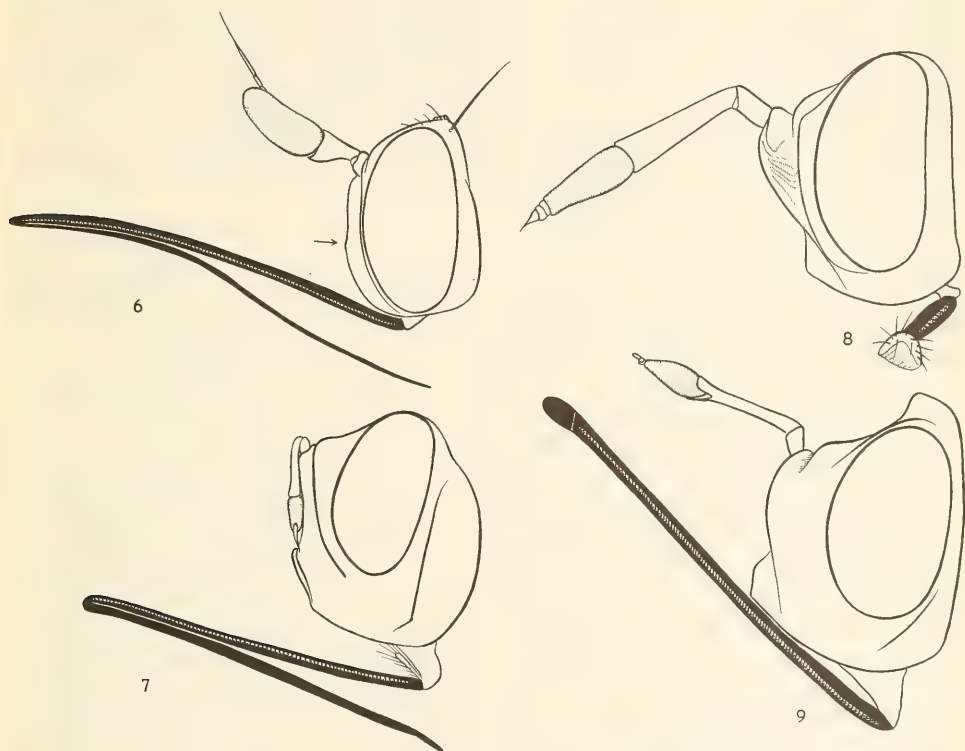


Abb. 6—9. Kopfprofil von *Stylogaster leonum* Westwood (6), *Dalmannia aculeata* L. (7), *Brachyglossum coronatum* Rond. (8) und *Physocephala* spec. (nahe *vittata* Fabr.?). Beachte die Beziehung zwischen Länge des Rüssels und Länge und Stellung der Fühler.

### 3. Rüssel

Der Rüssel ist bei allen rezenten Archischiza mehr oder weniger verlängert, bei den verschiedenen Teilgruppen allerdings in verschiedener Weise:

Bei den Conopinae sind nur der Mundkegel und der Unterlippenbulbus (nach der Terminologie von FREY 1921), nicht aber die Labellen verlängert. Der Rüssel gilt bei dieser Gruppe in systematischen Beschreibungen daher als „nur an der Basis gekniet“ (Abb. 9). Besonders kurz ist der Unterlippenbulbus bei der Gattung *Brachyglossum* (und einigen von ihr abgespaltenen Splittergattungen; Abb. 8). Aber auch hier (*Br. coronatum* Rond.) „ist der Mundkegel ebenso stark wie bei *Conops* verlängert“ (FREY 1921).

Bei den Myopinae ist der Unterlippenbulbus anscheinend immer beträchtlich verlängert. Darüber hinaus aber sind auch die Labellen stark verlängert und nach hinten geschlagen. Der Rüssel gilt daher bei den Myopinae als „an der Basis und in der Mitte gekniet“ (Abb. 7). Eine Ausnahme bildet nur die Gattung *Zodion*. Hier ist zwar der Unterlippenbulbus ebenfalls stark verlängert, aber die Labellen sind kurz und nicht

zurückgeschlagen. Infolgedessen stimmt der Rüssel, mindestens äußerlich, mehr mit dem der Conopinae überein. In den übrigen abgeleiteten Merkmalen des Kopfes (Fühler, Praefrons, Breite der Backen usw.) stimmt *Zodion* dagegen mit den Myopinae überein. Ich glaube daher in Übereinstimmung mit KRÖBER (1939) und ZIMINA (1960), daß *Zodion* zu den Myopinae gehört. Der Bau des Rüssels dürfte, im Vergleich mit den übrigen Gattungen dieser Unterfamilie, verhältnismäßig ursprünglich sein. Dafür spricht auch die Tatsache, daß nach FREY (1921) bei *Zodion* die „Maxillen ungewöhnlich ursprünglich gebaut“ sind. Die Galeae haben nach FREY „eine so gute Ausbildung“ (offenbar ist gemeint, daß sie so ursprünglich gebaut sind), wie sie sonst „nur bei den Orthorrhaphen wiederzufinden ist“. Es ist also möglich, daß zwischen *Zodion* („Tribus *Zodionini*“, zu der außer *Zodion* wohl auch die neotropische Gattung *Neozodion* gehört) und den übrigen Myopinae („Tribus *Myopini*“ = *Dalmanniini* + *Sicini* + *Myopini* sensu ZIMINA) ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Außer im Bau des Rüssels wären die *Zodionini* dann auch in gewissen Merkmalen des Flügelgeäders (siehe unten) ursprünglicher als die übrigen Myopinae.

Bei den *Stylogastridae* sind die Labellen ebenfalls stark verlängert und zurückgeschlagen (Abb. 6). Der Rüssel gleicht dadurch wenigstens äußerlich dem der *Myopini* (im oben angegebenen Sinne). Das muß aber wohl auf Konvergenz beruhen, denn die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den *Stylogastridae* und den *Myopini* würde für andere Merkmale auf große Schwierigkeiten stoßen.

Inwieweit in der Ausbildung der Palpen Grundplanunterschiede zwischen den Teilgruppen der Archischiza bestehen, läßt sich noch nicht klar erkennen.

*Palaeomyopa* scheint in der Ausbildung des Rüssels ursprünglicher zu sein als alle rezenten Archischiza. Schon LOEW (1850) beschreibt bei der von ihm erwähnten Art „einen kurzen, dicken Rüssel“, und MEUNIER (1899) gibt von seinem Exemplar an: „La pipette, qui est peu visible, paraît indiquer qu'elle devait être d'une longueur inférieure à celle des *Sicus*. On sait que parmi les Conopaires paléarctiques ce sont les *Sicus* qui ont la pipette la plus courte.“ Der Vergleich mit „*Sicus*“ muß allerdings auf einem Irrtum beruhen; denn *Sicus* hat, wie andere *Myopini*, einen sehr langen „zweimal geknieten“ Rüssel. Bei den vorliegenden Exemplaren ist die Region des Rüssels, wie bei den meisten anderen Bernsteineinschlüssen, leider nur schwer zu erkennen, so daß sich auch keine genaue Zeichnung anfertigen läßt. Aber soviel ist doch zu erkennen, daß LOEW's Angabe von einem „kurzen, dicken Rüssel“ durchaus auch hier zutrifft. Der Unterlippenbulbus ist keinesfalls verlängert, sondern eher breit. Auch die Labellen sind kurz (Abb. 26 A). Die Ausbildung des Rüssels dürfte kaum von derjenigen etwa der *Pyrgotidae* verschieden gewesen sein. Die Palpen sind lang, kräftig und fast stachelig beborstet (Abb. 26 A). Sie zeigen keine Spur von Reduktion. Offenbar sind sie bei *Palaeomyopa* besser ausgebildet als bei irgendeiner rezenten Art der Archischiza.

#### 4. Ozellen

HENDEL (1936/37 in KÜENTHAL-KRUMBACH) gibt an: „Bei den Conopinae, die keine Ozellen haben, wird fast der ganze Scheitel durch das mehr oder weniger aufgeblasene Cerebrale und das Interfrontaldreieck eingenommen.“ Diese Angaben treffen insofern nicht ganz zu, als mehrere Conopinae mit Ozellen beschrieben worden sind. KRÖBER (1940) z. B. gibt in der Beschreibung von *Heteroconops curticornis* (Australien) an: „Ozellenhöcker mit 3 Ozellen.“ Mindestens 2 Ozellen sind auch bei anderen Arten und Gattungen beschrieben, und wenigstens bei einigen Exemplaren der paläarktischen *Brachyglossum capitatum* ist ein deutlicher Ozellus vorhanden. Man darf sich aber fragen, ob in diesen Fällen die Ozellen tatsächlich noch funktionsfähig sind oder ob sie nicht in der ganzen Unterfamilie Conopinae sich auf dem Wege der Reduktion befinden. Die Frage, ob eine gewisse Reduktion der Ozellen und eine Vergröße-

rung des Cerebrale tatsächlich (als abgeleitetes Merkmal) schon zum Grundplan der Conopinae gehört oder ob diese Merkmale erst im Laufe der Entwicklung dieser Gruppe entstanden sind, bedarf jedoch genauerer Untersuchung.

Die Stylogastridae und Myopinae haben wohlentwickelte Ozellen. Das ist ein ursprüngliches Merkmal. Die Übereinstimmung, die in der Ausbildung der Ozellen (und der des Cerebrale) zwischen *Palaeomyopa* und diesen Gruppen besteht, beruht also auf Sympletiomorphie.

Dasselbe gilt für die Sklerotisierung und Beborstung der Stirn. Nach HENDEL (1936/37) sind bei den Stylogastridae und Myopinae Scheitelplatten vorhanden, während sie bei den Conopinae fehlen. Nach DE MEIJERE (1904), dem ich darin recht gebe, ist ihr Fehlen bei den Conopinae ein abgeleitetes Merkmal.

Bei *Palaeomyopa* wird die gute Ausbildung der Scheitelplatten („Periorbiten“ nach DE MEIJERE) durch das Vorhandensein von jederseits 3 langen und kräftigen Front-orbitalborsten angezeigt (Abb. 24 B). Ob es unter den rezenten Myopinae Arten gibt, die in dieser Beziehung so ursprünglich sind wie *Palaeomyopa*, kann ich nicht sagen.

## 5. Flügel

Nach HENDEL (1936/37) ist bei den Conopinae (und übrigens auch bei den Stylogastridae) die Apikalzelle ( $R_5$ ) „geschlossen und gestielt“. Das ist zweifellos ein abgeleitetes Merkmal, das durch Umbiegung von  $m_1$  nach vorn und Verschmelzung ihres Endabschnittes mit  $r_{4+5}$  — übrigens bei den Stylogastridae und Conopinae unabhängig durch Konvergenz — entstanden ist.

Bei den Myopinae ist die Apikalzelle meist offen, manchmal aber ebenfalls geschlossen. Zum Grundplan der Gruppe gehört aber eine offene Apikalzelle.

Offen ist die Zelle  $R_5$  auch bei *Palaeomyopa* (Abb. 15, 25). Die Übereinstimmung dieser fossilen Gattung mit den Myopinae beruht auf Sympletiomorphie. Es ist möglich, daß der Verlauf von  $m_1$  bei *Palaeomyopa* noch etwas ursprünglicher ist als bei den rezenten Myopinae. Aus Mangel an Vergleichsmaterial kann ich das aber nicht mit Sicherheit sagen.

Wesentliche Unterschiede zwischen den Teilgruppen der Archischiza bestehen auch im Bereich der Subcosta und der vorderen Äste des Radius:

Bei den Conopinae münden nach HENDEL (1936/37)  $sc$  und  $r_1$  weit voneinander getrennt. Die  $sc$  ist „vor der Mündung gegabelt“. Außerdem liegen die Mündungen von  $r_1$  und  $r_2$  dicht nebeneinander oder beide Adern haben sogar eine gemeinsame Mündung. Das ist ein — von HENDEL nicht erwähntes — zweifellos (siehe unten) abgeleitetes Merkmal. Bei den Myopinae (nicht aber bei den Stylogastridae, wie HENDEL irrtümlich angibt) münden  $sc$  und  $r_1$  „eng nebeneinander“. Die  $sc$  ist „distal nicht gegabelt“. Allerdings gilt beides nicht für die Zodionini, die eher mit den Conopinae übereinstimmen.

Man kann die beschriebenen Verschiedenheiten in folgender Weise deuten:

Die ursprünglichsten Verhältnisse (im Bereich der Subcosta und der vorderen Äste des Radius) zeigen die Stylogastridae (Abb. 10). Bei ihnen liegen die Mündungen von  $sc$  („ $sc_1$ “ nach HENDEL),  $r_1$  und  $r_2$  weit voneinander entfernt. Daher ist auch der Costalabschnitt zwischen den Mündungen von  $r_2$  und  $r_{4+5}$  verhältnismäßig kurz. Dafür, daß auch die queraderartige Verbindung („ $sc_2$ “ nach HENDEL) zwischen der Subcosta („ $sc_1$ “ nach HENDEL) und  $r_1$  ein ursprüngliches Merkmal ist, spricht die Tatsache, daß sie auch bei Syrphidae vorhanden ist (vgl. z. B. Fig. 2064 bei HENDEL 1937, p. 1939).

Bei den Conopinae (Abb. 11) blieb die Verbindung zwischen  $sc$  und  $r_1$  erhalten. Die Mündung von  $r_2$  wurde dagegen in Richtung nach der Flügelwurzel hin verlagert und geriet dadurch in die Nähe der Mündung von  $r_1$  oder sogar ein wenig auf den Endabschnitt von  $r_1$ . Infolgedessen ist auch der Costalabschnitt zwischen den Mündungen von  $r_2$  und  $r_{4+5}$  sehr lang geworden.



Bei den *Myopinae* dagegen (Abb. 12—14) blieb (mindestens zunächst) die ursprüngliche Lage der Mündung von  $r_2$  erhalten oder diese wurde nur wenig in Richtung nach der Flügelwurzel verschoben. Eine starke Verschiebung in dieser Richtung erfuhr dagegen die Mündung von  $r_1$ . Zunächst, bei den *Zodionini* (Abb. 12), liegt diese Mündung allerdings noch ziemlich weit von der *sc* entfernt, und bei dieser Gruppe ist auch die queraderartige Verbindung („ $sc_2$ “) zwischen *sc* und  $r_1$  noch deutlich wie bei den *Stylogastridae* und *Conopinae*. Bei den übrigen *Myopinae* (Tribus *Myopini*, Abb. 13, 14) aber sind die Endabschnitte der beiden Adern so dicht aneinandergerückt, daß der zwischen ihnen liegende Teil der Subcostalzelle praktisch unterdrückt ist. Eine deutliche „ $sc_2$ “ ist hier nicht mehr zu erkennen. Bei einigen *Myopinae* (z. B. *Dalmannia*, Abb. 7) münden allerdings *sc* und  $r_1$  frei, und trotzdem ist hier keine Spur von „ $sc_2$ “ erkennbar.

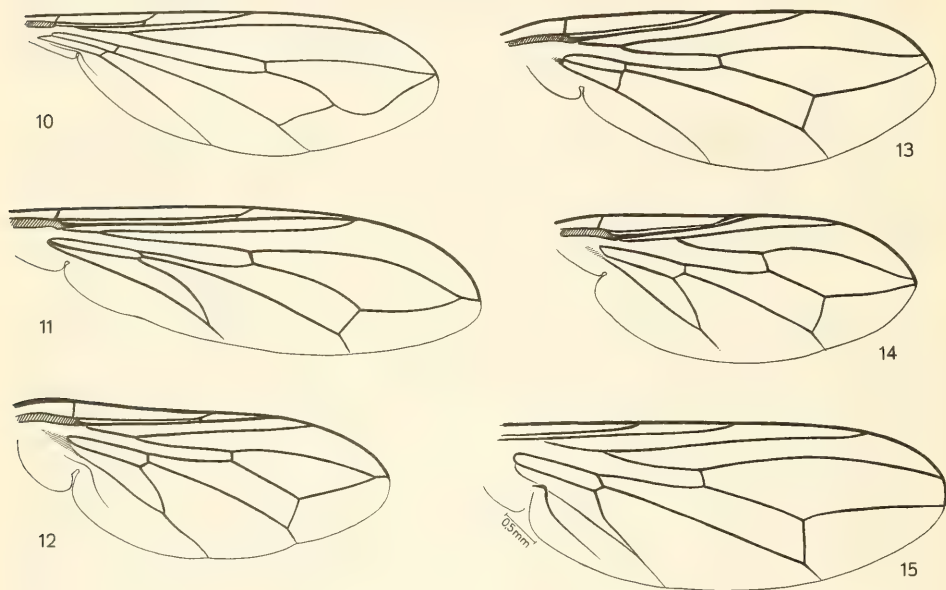


Abb. 10—15. Flügel von *Stylogaster leonum* Westwood (10), *Conops quadrifasciatus* Deg. (11), *Zodion cinereum* Fabr. (12), *Dalmannia punctata* Fabr. (13), *Occeimia atra* Fabr. (14) und *Palaeomyopa tertiararia* Meunier (15 Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier).

Die Verlagerung der Mündung von Längsadern am Vorderrande des Flügels in Richtung nach der Flügelwurzel entspricht einem bei den Dipteren allgemein zu beobachtenden Trend. Daß dieser bei den *Conopinae* und bei den *Myopinae* mit abweichenden Ergebnissen verwirklicht worden ist, hängt vielleicht mit einer Verschiedenheit in der allgemeinen Form des Flügels bei diesen beiden Gruppen zusammen:

Die *Conopinae* fallen durch ihre im Vergleich mit den *Myopinae* auffällig schmalen Flügeln auf (Abb. 11). Die Verschmälerung (als abgeleitetes Merkmal) prägt sich vor allem in der geringen Breite des Axillarfeldes und der Alula aus. Außerdem erscheint der Proximalabschnitt des Flügels deutlich gestreckt. Die Verschmälerung hat wahrscheinlich auch eine Veränderung in der Form der Analzelle zur Folge gehabt, auf die ich schon 1958 (Fig. 17 B, p. 529) hingewiesen habe: Bei den *Conopinae* sind die begrenzenden Adern (1a und besonders ausgesprochen  $cu_{1b}$ ) deutlich nach vorn (in Richtung des Flügelvorderrandes) gekrümmt. Vielleicht hat die Verschmälerung des Flügels bei den *Conopinae* aus funktionell bedingten Gründen eine Verlagerung der

Mündung von  $r_1$  (und auch derjenigen von  $sc$ ) verhindert, so daß von der Tendenz zur Verlagerung nur die Mündung von  $r_2$  ergriffen wurde.

Bei den *Myopinae*, deren Flügel kurz und breit sind (Abb. 13, 14), stand der funktionell vorteilhaften Verlagerung der Mündung von  $r_1$  dagegen nichts im Wege. Die verschiedene Flügelform der beiden Gruppen hängt ihrerseits wohl sicher wieder mit der allgemeinen Form des Körpers zusammen: Die schlankeren *Conopinae* haben oft ein keulenförmiges Abdomen, während die *Myopinae* plumper gebaut sind.

Wahrscheinlich ist es kein Zufall, daß auch bei den schlanken *Stylogastridae*, deren Weibchen überdies ein auffällig langes Legrohr besitzen, das Axillarfeld und die Alula des Flügels verschmälert sind (Abb. 10). Damit hängt bei ihnen wohl sicher auch die Verkürzung der Analzelle zusammen. Allerdings hat auch *Dalmannia* (*Myopinae*) eine kurze Analzelle (Abb. 7). Deren Entstehung hat hier aber wohl andere Gründe. Bei den Gattungen *Parazodion* und *Paramyopa*, die mit *Dalmannia* sehr nahe verwandt sind (wie u. a. das verhältnismäßig lange Legrohr und der fadenförmige Aedeagus beweist, der nur in dieser Gruppe vorkommt), ist eine lange Analzelle vorhanden.

*Palaeomyopa* hat, nach Form und Geäder, einen sehr ursprünglich gebauten Flügel (Abb. 15, 25), von dem wohl die Flügel aller rezenten Archischiza „abgeleitet“ werden könnten. Eine queradrigte Verbindung („ $sc_2$ “) zwischen  $sc$  und  $r_1$  ist nicht zu erkennen. Darin stimmt die Gattung mit den rezenten *Myopinae*, und nur mit diesen, überein. Allerdings sind die Mündungen von  $sc$  und  $r_1$  viel weiter voneinander entfernt, als das anscheinend bei allen (jedenfalls bei allen mir bekannten) Vertretern dieser Unterfamilie der Fall ist. Wie diese Kombination von Merkmalen zu erklären ist, bleibt vorläufig offen. Die einfachste Annahme wäre, wenn man nur den Flügel berücksichtigt, die, daß *Palaeomyopa* als ursprünglichste bisher bekannte Form der *Myopinae* zwar die Verbindung zwischen  $sc$  und  $r_1$  schon verloren, die ursprüngliche, weit getrennte Lage der Mündungen beider Adern aber noch beibehalten hat. Gegen diese Annahme sprechen andere Merkmale, insbesondere die des Abdomens. Wenn *Palaeomyopa* jedoch in die Stammgruppe der *Conopidae* oder gar der Archischiza gehört, dann müßte entweder die Verbindung zwischen  $sc$  und  $r_1$  bei dieser fossilen Gattung und bei den *Myopinae* unabhängig reduziert worden sein oder ihr Fehlen müßte als ursprünglich angesehen werden. In diesem Falle wäre konvergente Entstehung der Verbindung bei den *Stylogastridae*, *Conopinae* und *Zodionini* anzunehmen. Diese Deutung halte ich nicht für sehr wahrscheinlich.

Ein eigenartiges, in dieser Form bei rezenten Archischiza anscheinend nicht bekanntes Merkmal von *Palaeomyopa* ist die leichte Knickung etwa in der Mitte  $cu_1$ . Die Analzelle erhält dadurch einen „Zipfel“, wie er von *Salticella* (*Sciomyzidae*) und vielen *Ortalidiformes* bekannt ist.

## 6. Abdomen

Der Holotypus von *Palaeosicus loewi* und das eine der beiden Exemplare des British Museum von *Palaeomyopa* sind Weibchen. Das Geschlecht des dritten mir vorliegenden Exemplares ist nicht zu erkennen. Daher sind für das folgende nur die Merkmale des weiblichen Abdomens von Bedeutung.

HENDEL (1936/37) gibt für die „*Conopidae*“ (einschließlich *Stylogastridae*) als Gesamtgruppe an: „5. Sternit des Weibchens mit einem schuppenförmigen, nach hinten gerichteten Anhang, der gegen die nach vorn gerichtete Spitze des kolbigen Hinterleibsendes spielt. Die Höhle dazwischen ist rauhhäutig und dient zum Festhalten des männlichen Abdomens.“ Das gilt aber nicht für alle Archischiza. In einer Arbeit, die freilich kaum beachtet worden ist, hat STREIFF (1906) das weibliche Abdomen einiger *Conopidae* (im engeren Sinne), besonders dasjenige von *Sicus ferrugineus* L., untersucht. Das 5. Sternit ist hier besonders entwickelt und bildet das in der systematischen Literatur als „unpaares Organ“ oder „Theka“ bezeichnete Gebilde. Zwischen ihm und dem 5. Tergit besteht bei *Sicus* auf jeder Seite eine feste Verbindung, die STREIFF als „gut ausge-

bildetes falsches Gelenk“ bezeichnet. Der hintere Abschnitt des 5. Tergites trägt ebenso wie das 6., 7. und 8. Sternit modifizierte Borsten, die STREIFF als „Füßchenborsten“ bezeichnet. Er bringt sie mit einer Fixierung dieser Segmente auf der Unterlage, nicht

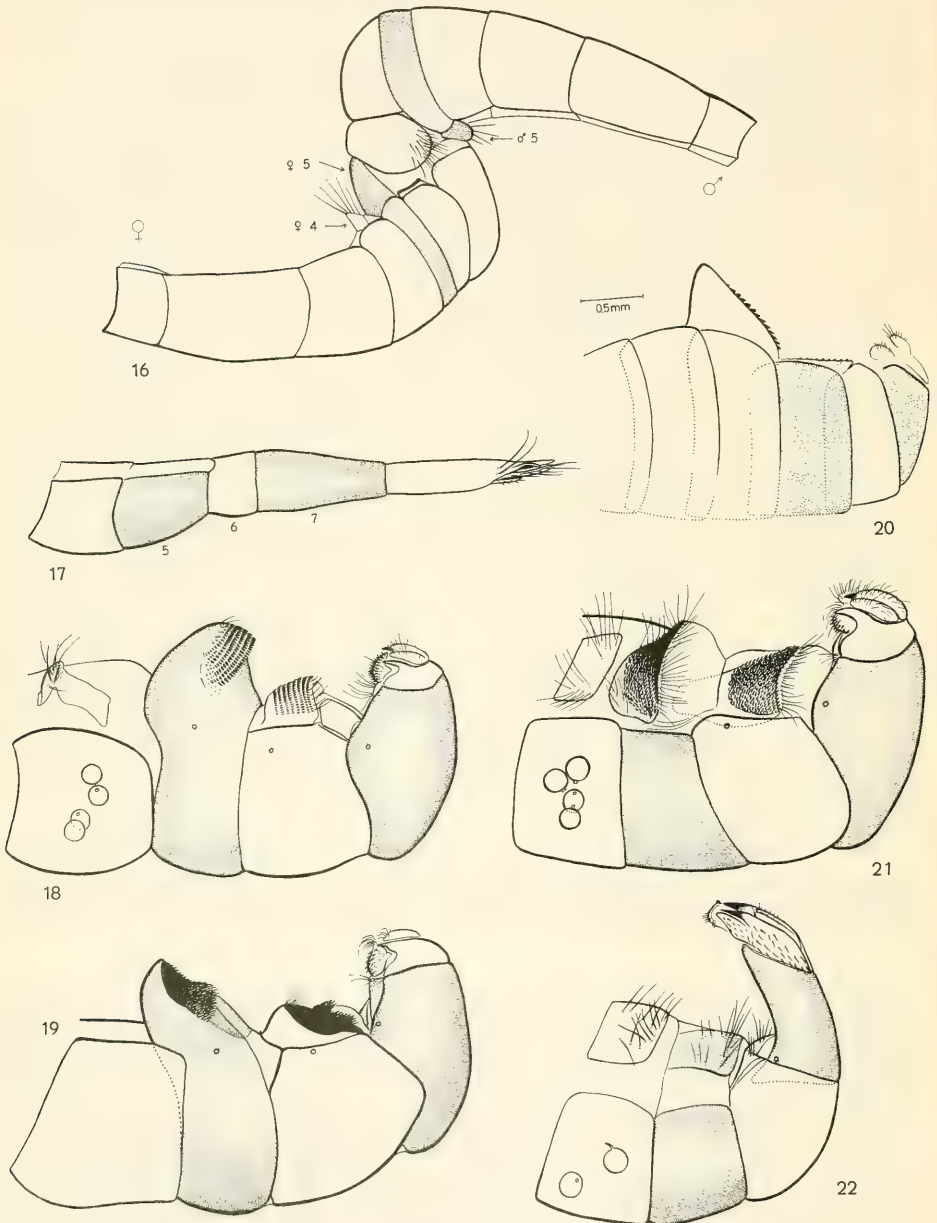


Abb. 16—22. Endsegmente des weiblichen Abdomens von *Occemia atra* Fabr. (16: vollständiges Abdomen beider Geschlechter in Kopulationsstellung), *Stylogaster leonum* Westwood (17), *Zodion cinereum* Fabr. (18), *Physocephala rufipes* Fabr. (19), *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (20: Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier), *Myopa testacea* L. (21) und *Dalmannia punctata* Fabr. (22). In allen Abbildungen ist das 5. Segment punktiert. In Abb. 18, 21 und 22 sind die Spermatheken eingezeichnet. Zu Abb. 20 vergleiche auch Abb. 27.



also wie HENDEL mit dem „Festhalten des männlichen Abdomens“ bei der Begattung, in Verbindung. Bei Pärchen, die in copula gefangen wurden, läßt sich aber erkennen, daß die vom 5. Sternit des Weibchens gebildete Schuppe offenbar tatsächlich eine Stütze für das männliche Postabdomen bildet (Abb. 16).

Leider ist die spezielle Ausbildung, die das 5. Sternit im Grundplan der Archischiza besitzt, und die Weiterbildung, die es von diesem Grundplan aus bei den einzelnen Teilgruppen erfahren hat, noch nicht klar herausgearbeitet worden.

Bei den *Stylogastridae* (Abb. 17) sind die Sternite des Abdomens, einschließlich des 5., sehr schwach entwickelt (Arten, bei denen sie überhaupt vorhanden sind, kenne ich allerdings nicht) oder sie fehlen (z. B. bei *Stylogaster parva* Camras nach STUCKENBERG 1963) ganz. Das ist sicher ein für diese Gruppe charakteristisches abgeleitetes Merkmal. Irgendwelche Stützen für die Annahme, daß bei ihr das 5. Sternit vor seiner Rückbildung ähnlich ausgebildet war wie bei den Conopidae (nämlich als „Theka“), gibt es nicht. Wahrscheinlich hängt die Rückbildung der Sternite mit der Entwicklung der langen Legeröhre zusammen, die für die *Stylogastridae* charakteristisch ist.

An sich gehört ein Legrohr zum Grundplan der Archischiza, denn es ist, entgegen der herrschenden Meinung, auch bei den Conopidae vorhanden. In der Hauptsache wird es vom 7. Segment gebildet, an das der Komplex der folgenden Segmente angegliedert ist. Das 7. Abdominalsegment ist also bei den Archischiza keine Legrohrscheide wie bei den Micropezoidea, Otitoidea, Agromyzidae und einigen anderen Acalypratae, sondern bildet das „Basalglied“ des Legrohres selbst (Abb. 17—22).

Für die Imagines der Archischiza fand ich es 1958 (p. 547) schwierig, apomorphe Merkmale anzugeben. Außer den verlängerten Fühlern kann aber nun das Vorhandensein eines Legrohres als solches genannt werden. Das 6. Abdominalsegment ist bei den Conopidae nicht in dieses Legrohr einbezogen, bei manchen aber als Verbindungsglied zwischen diesem und dem Praeabdomen besonders ausgebildet.

Das Legrohr der *Stylogastridae* (Abb. 17) kann ohne Schwierigkeiten als Weiterbildung des Zustandes angesehen werden, den jenes im Grundplan der Conopidae im wesentlichen bewahrt hat: Die beiden Glieder (7. Segment und Komplex der folgenden Segmente) sind stark verlängert. Außerdem bildet das 7. Segment eine vollkommen geschlossene Röhre, an der keine Grenzen zwischen Tergit und Sternit mehr erkennbar sind. Das 6. Segment, das ebenfalls eine solche geschlossene Röhre bildet, ist als wenig verlängertes, drittes, basales Glied dem Legrohr angeschlossen. Zwischen ihm und dem 7. Segment ist nur noch eine feine Naht, aber keine Intersegmentalmembran mehr vorhanden. Das so gebildete dreigliedrige Legrohr ist bei *Stylogaster macrura* Lopes doppelt so lang wie der übrige Körper.

Obwohl das Legrohr der *Stylogastridae* also im Grunde denselben Bau zeigt wie bei den Conopidae, kann es doch, nach Stichprobenuntersuchungen, nicht als Weiterbildung des Legrohres einer Teilgruppe der Conopidae angesehen werden. Die Legrohre beider Gruppen können nur auf einen gemeinsamen, ursprünglicheren Vorzustand zurückgeführt werden, den sie in verschiedener Weise weiterentwickelt haben. Auch das spricht für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den beiden Familien.

Abweichend von den *Stylogastridae*, bei denen die Längsachse des dreigliedrigen Legrohres in Verlängerung der Achse des übrigen Abdomens (oder doch der unmittelbar vorhergehenden Segmente, Abb. 17) liegt, steht das zweigliedrige Legrohr der Conopidae quer zur Längsachse des Abdomens, das im übrigen ventralwärts gekrümmt ist (Abb. 18—22). Diese ventrale Krümmung bezeichnet STREIFF (1906) im Anschluß an SCHINER wohl mit Recht als „Generaleigenschaft der Conopidae“.

Ein längeres Legrohr besitzt unter den Conopidae nur die Gattung *Dalmannia* (Abb. 22) mit ihren nächsten Verwandten (*Paramyopa* und *Parazodion*). Auch dieses Legrohr, das, anders als bei den *Stylogastridae*, „taschenmesserartig eingeklappt am

Bauche getragen wird“ (STREIFF 1906), ist nichts als eine Weiterbildung des Organs, das bereits zum Grundplan der Conopidae bzw. Archischiza gehört. Die Entwicklung eines langen, fadenförmigen Aedeagus, der an den der Otitidea erinnert und der auch in systematischen Arbeiten (KRÖBER 1939) als diagnostisches Merkmal der Gattungsgruppe *Dalmannia* angeführt wird, ist ohne Zweifel eine Folge der Verlängerung des weiblichen Legrohres.

Bei der Gattung *Dalmannia* ist das 5. Sternit des Weibchens nicht zu einer „Theka“ umgebildet. Es hat hier (Abb. 22) eine ganz normale Gestalt, weder „Füßchenborsten“ noch eine feste Verbindung mit dem 5. Tergit und unterscheidet sich nicht von den vorhergehenden Sterniten. Man könnte daraus schließen, daß ein solches „normales“ 5. Sternit, das noch nicht zur „Theka“ umgebildet ist, zum Grundplan der Conopidae gehört. Aber man muß auch fragen, ob die so einfachen Verhältnisse, die wir bei *Dalmannia* finden, nicht vielleicht sekundär durch Reduktionsvorgänge entstanden sind, die ihrerseits ihren Grund in der Verlängerung des Legrohres haben. *Dalmannia* besitzt außer dem langen Legrohr auch in der kurzen Analzelle des Flügels (Abb. 13) ein abgeleitetes Merkmal. Die Gattungen *Paramyopa* und *Parazodion*, deren nahe Verwandtschaft mit *Dalmannia* durch das lange Legrohr und den entsprechend langen, fadenförmigen Aedeagus wohl sicher bewiesen wird, haben noch eine lange Analzelle. Besonders interessant ist, daß KRÖBER in der Beschreibung der Gattung *Parazodion*, deren große habituelle Ähnlichkeit mit der Gattung *Zodion* durch den Namen angedeutet wird, von einer „kurzen Theka“ spricht. Leider ist mir die Gattung nicht bekannt. Die Bemerkung KRÖBER's scheint mir aber darauf hinzuweisen, daß auch in der Gattungsgruppe *Dalmannia* ursprünglich eine Theka vorhanden war, die bei *Dalmannia* dann vollständig zurückgebildet wurde.

Damit scheint der Annahme, daß eine „Theka“ (ein „unpaares Organ“) zum Grundplan der Conopidae (wenn nicht der Archischiza) gehört, nichts mehr im Wege zu stehen. Welche seiner verschiedenen Ausbildungsformen aber die ursprünglichste ist und zum Grundplan gehört, können nur genaue Untersuchungen zeigen. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß die feste Verbindung (das „falsche Gelenk“) mit dem 5. Tergit, die STREIFF von *Sicus* beschreibt und die auch bei *Zodion* (Abb. 18) und anderen Gattungen vorhanden ist, noch nicht zum Grundplan gehört, denn es ist kaum anzunehmen, daß die membranöse Zone, die z. B. bei *Myopa* (Abb. 21) ebenso wie bei *Dalmannia* (Abb. 22) das 5. Sternit vom Tergit trennt, sekundär entstanden ist.

Eine große Überraschung bedeutete die Feststellung, daß auch beim Weibchen von *Palaeomyopa* ein Gebilde vorhanden ist, das in jeder Beziehung an das „unpaare Organ“ (die „Theka“ oder „Schuppe“) der rezenten Conopidae erinnert und offenbar wie dieses als Widerlager für das männliche Abdomen bei der Kopulation gedient hat. Dieses Gebilde ist aber bei *Palaeomyopa* (Abb. 20, 27) das 4., nicht wie bei den rezenten Arten das 5. Sternit. Als mir nur ein Weibchen aus dem British Museum (Nr. In. 22212) bekannt war, bei dem die Ventralseite des Abdomens weitgehend durch die Beine verdeckt wird, habe ich, ohne Ergebnis, jede Möglichkeit geprüft, die in Frage stehende „Schuppe“ als ein nach vorn verschobenes 5. Sternit zu deuten. Der in diesem Körperbereich gut erhaltene Holotypus von *Palaeosicus loewi*, bei dem auch die Beine günstiger liegen, läßt aber über jeden Zweifel deutlich erkennen, daß hier das 4. Sternit die Ausbildung und Funktion besitzt, die bei den rezenten Conopidae dem 5. Sternit zukommt.

Auch die Frage, ob es sich bei den vorliegenden Tieren wirklich um Weibchen handelt, wurde geprüft:

Die Geschlechter sind bei den Conopidae nicht ganz leicht zu unterscheiden. Die Ausbildung des 7. weiblichen Abdominalsegmentes, das man seiner Form nach leicht für ein Hypopygium halten könnte, kann selbst bei rezenten Tieren zu Verwechslungen führen. Bei den Männchen (Abb. 16) liegt zwischen dem 5. Tergit und dem Hypo-



pygium (9. Segment) nur ein stark gewölbter Tergitkomplex, in dem wohl Teile des 6. bis 8. Tergites enthalten sind und der den Hinterrand des Abdomens bildet. Das verhältnismäßig kleine und wie bei den meisten Schizophora halbkugelige Hypopygium liegt an der Ventralseite. Bei den Weibchen dagegen (Abb. 16) ist das 6. Tergit ziemlich schmal, und der Hinterrand des Abdomens wird vom 7. (dem „Basalglied“ des Legrohres) gebildet). Bei den Männchen der Conopidae ist wie bei den meisten Cyclorrhapha das 5. Sternit als Stütze für das weibliche Abdomen bei der Kopulation besonders gestaltet. Die Morphologie des Abdomens der vorliegenden Exemplare von *Palaeomyopa* läßt sich auf keine Weise mit der Annahme in Einklang bringen, daß es sich um Männchen handelt.

Während bei den meisten Cyclorrhaphen das weibliche Abdomen keine besonderen Einrichtungen zur Stützung des männlichen Abdomens besitzt, haben wir bei den meisten rezenten Conopidae (Abb. 16) die eigenartige Tatsache, daß während der Kopulation das weibliche Abdomen (Legrohr) vom 5. Sternit des Männchens, das männliche Abdomen (Hypopygium) aber vom 5. Sternit des Weibchens gestützt wird.

Die abweichenden Verhältnisse bei *Palaeomyopa* legen die folgende hypothetische Deutung nahe:

Eine besondere, für die Conopidae (wenn nicht für die Archischiza) charakteristische Stellung der Geschlechter bei der Kopulation führte beim Weibchen zur Entstehung einer Stützvorrichtung für das männliche Abdomen. Sie wurde zunächst vom 4. Sternit gebildet, das schuppenartig hochgestellt ist. *Palaeomyopa* zeigt diesen Zustand. Das 5. Sternit bildet hier eine große Platte, auf der zahlreiche Querstreifen erkennbar sind. Starke Vergrößerung zeigt, daß diese aus vielen kurzen und breiten, dichtgestellten Dörnchen bestehen. Ähnliche Querreihen von Dörnchen sind auch auf dem abfallenden Teil des 4. Sternites vorhanden, bei den vorliegenden Exemplaren von *Palaeomyopa* aber nur zum Teil und schwer zu erkennen, weil sie durch weißliche Trübungen stark verschleiert sind. Für die Ursprünglichkeit von *Palaeomyopa* spricht die Gleichmäßigkeit der Segmentierung des Abdomens und die Kürze des Legrohres. Während bei den rezenten Conopidae das 1. und 2. Segment meist verlängert ist (Abb. 16) und (bei getrockneten Tieren) das 5. Tergit nur als schmales Band zwischen dem 4. und 6. liegt, unterscheiden sich bei *Palaeomyopa* (Abb. 20, 26 B) die einzelnen Tergite kaum voneinander.

Möglicherweise wurde die weitere Entwicklung durch eine Vergrößerung des Legrohres bestimmt. Auf jeden Fall ging die Funktion einer Stütze für das männliche Abdomen vom 4. auf das 5. Sternit über. Dafür, daß etwas Derartiges geschehen ist, spricht vielleicht die Tatsache, daß bei einigen rezenten Arten (Abb. 18) das 4. Sternit in der gleichen Weise hochgestellt ist wie das 5., nur daß es viel kleiner ist als dieses und keine Dörnchenreihen besitzt. Die Rolle des 5. Sternites (als Auflageplatte für das Hypopygium? Abb. 20, 27) wurde vom 6. übernommen (Abb. 18, 19, 21). Bei besonders starker Verlängerung des Legrohres (Abb. 22) verloren die Sternite ihre Funktion und damit auch ihre Differenzierung. Das 6. Segment, als Verbindungsglied zwischen dem Legrohr (7. Segment) und dem übrigen Abdomen, wurde vergrößert.

Ob diese Vorstellung von der Entwicklung des Abdomens wenigstens in ihren Grundzügen richtig ist, können nur ausgedehnte und sorgfältige Untersuchungen der rezenten Conopidae zeigen.

Außer den vorstehend ausführlich besprochenen Merkmalen gibt es noch andere (z. B. in der Beborstung des Kopfes und Thorax, in der Ausbildung der Abdominalsegmente und der Beine, im Vorhandensein oder Fehlen von Präapikalborsten der Schienen, im Vorhandensein von 2 [Abb. 22] oder 4 [Abb. 18, 21] Spermatheken usw.), in denen sich die Teilgruppen der Archischiza voneinander unterscheiden. In welchem Umfange sie aber für diese charakteristisch sind, läßt sich bisher nicht klar erkennen. *Palaeomyopa* scheint in allen diesen Merkmalen die ursprünglichste Ausbildungsstufe



zu besitzen. Inwieweit die fossile Gattung aber (etwa in der Beborstung des Kopfes und des Thorax) ursprünglicher ist als alle rezenten Archischiza, läßt sich zur Zeit noch nicht feststellen.

Aus der Verteilung der Merkmale und ihrer verschiedenen Ausprägungsstufen ergibt sich, freilich vorerst nur in ziemlich groben und allgemeinen Zügen, ein Bild von der phylogenetischen Entwicklung der Archischiza als Voraussetzung für eine Bestimmung des „phylogenetischen Ortes“ von *Palaeomyopa*:

Wahrscheinlich wurde die Merkmalsentwicklung entscheidend bestimmt durch 2 biologische Eigentümlichkeiten, die wir mit Bestimmtheit schon bei den letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Archischiza voraussetzen dürfen: den Blütenbesuch der Imagines und den Parasitismus der Larven.

„Alle Conopiden sind blütenbesuchende Fliegen, das steht fest“ (STREIFF 1906). Für die Stylogastridae liegen darüber bis jetzt zwar anscheinend keine Beobachtungen vor. Der verlängerte Rüssel läßt aber keinen Zweifel daran aufkommen, daß auch sie Blütenbesucher sind. Es wäre interessant zu wissen, an welche Art von Blüten sie angepaßt sind. Obwohl die Verlängerung des Rüssels bei allen Archischiza zweifellos eine Anpassung an den Blütenbesuch der Imagines ist, kann man dieses abgeleitete Merkmal doch nicht dem Grundplan der Gruppe zuschreiben; denn *Palaeomyopa*, die mit den Conopidae wahrscheinlich näher verwandt ist als mit den Stylogastridae, hat noch einen sehr kurzen Rüssel mit normal ausgebildeten Palpen. Daß auch diese Gattung schon Blüten besucht hat, geht aber daraus hervor, daß MEUNIER (1899) bei seinem Exemplar 2 Pollinien am 2. Fühlerglied beschreibt und abbildet. Leider scheint das Tier nicht erhalten zu sein. Sonst wäre es vielleicht möglich, aus der Form der Pollinien Schlüsse auf die Art der besuchten Blüten zu ziehen. Die Verlängerung des Rüssels und die damit zusammenhängende Reduktion der Palpen muß, wenn Stylogastridae und Conopidae Schwestergruppen sind, bei beiden Gruppen unabhängig erfolgt sein. Ob die Kürze des Rüssels bei *Brachyglossum* und bei einigen australischen Gattungen (sämtlich Conopinae) wirklich ursprünglich ist wie bei *Palaeomyopa*, ist ungewiß. Die Reduktion der Palpen auch bei diesen Gattungen könnte dagegen sprechen. Es wäre interessant, die Frage zu untersuchen.

Mit der anderen biologischen Eigentümlichkeit, dem Parasitismus der Larven, hängt die Herausbildung eines Legrohres und vielleicht auch die Verlängerung der Fühler zusammen. Beide Merkmale müssen wir (das Legrohr wenigstens in seinen Anfängen), anders als die Verlängerung des Rüssels, schon dem Grundplan der Archischiza bzw. den letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Arten dieser Gruppe zuschreiben. Ähnlich verlängerte Fühler haben auch die Pyrgotidae (Otitioidea), deren Larven ebenfalls sämtlich Parasiten sind. Vielleicht erleichtern sie das Auffinden der Wirte. Die Fühler dürften ursprünglich nach vorn gerichtet gewesen sein wie noch bei den rezenten Stylogastridae. Diese besitzen auch noch keine Fühlergruben und keinen von der Praefrons gebildeten Fühlersockel.

Leider ist über die Wirte der Stylogastridae bisher noch kaum etwas Sicheres bekannt. Einige wenige Beobachtungen (siehe darüber STUCKENBERG 1963; nachzutragen wären die von ihm übersehenen Beobachtungen von LINDNER 1955) scheinen aber darauf hinzudeuten, daß Orthoptera und Blattaria in Frage kommen. Wüßten wir darüber und über den Modus der Eiablage besser Bescheid, dann könnten wir vielleicht auch die besondere Weiterbildung, die das Legrohr bei dieser Gruppe erfahren hat, und andere ihrer Eigentümlichkeiten (Autapomorphien) verstehen.

Die Wirte der Conopidae scheinen ausschließlich aculeate Hymenopteren zu sein. Die wenigen Angaben über Orthopterenwirte gehen sämtlich auf ältere Autoren des vorigen Jahrhunderts (BOHEMAN, DUFOUT) zurück und sind vielleicht unzutreffend. Über den Modus der Eiablage ist nichts bekannt.

Die Vorfahren der Conopidae erwarben, so nehme ich an, nach ihrer Trennung von den unmittelbaren Vorfahren der Stylogastridae die Fähigkeit, ihre Fühler nach unten zu legen. Die Bewegung erfolgt zwischen dem 1. und 2. Fühlerglied. Vielleicht hängt damit auch die Bildung eines Fühlersockels durch die obere Praefrons zusammen. Fühlergruben waren aber zunächst nicht vorhanden: Die Praefrons behielt (abgesehen vom Fühlersockel) noch dieselbe Ausbildung wie bei den rezenten Stylogastridae und wie bei den gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen. Auf dieser Stufe steht *Palaeomyopa* aus dem Baltischen Bernstein, eine Gattung, die demnach, wie nach ihren sämtlichen anderen Merkmalen, in die Stammgruppe der Conopidae zu gehören scheint. Da der Rüssel noch kurz war, konnte in diesem Stadium auch noch kein Konflikt zwischen ihm und den Fühlern entstehen. Nicht mit Sicherheit entschieden werden kann die Frage, ob man für die unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Conopinae und Myopinae bereits Fühlergruben (in dieser Hinsicht also ein über *Palaeomyopa* hinausgehendes Stadium der Entwicklung) annehmen muß oder ob die Fühlergruben bei beiden Gruppen unabhängig, durch Konvergenz, entstanden sind. Ebenso unsicher ist, ob die Entstehung der Fühlergruben schon mit einer Verlängerung des Rüssels in Verbindung gebracht werden darf. Auf jeden Fall gingen die beiden Schwestergruppen, Conopinae und Myopinae, nach ihrer Trennung in der Weiterentwicklung des Kopfes verschiedene Wege:

Bei den Conopidae wurde das 3. Fühlerglied verlängert; die Fühlerborste rückte an seine Spitze und wurde zu einem „Endgriffel“. Die Verlängerung des Rüssels, an der in dieser Gruppe die Labellen nicht beteiligt waren, beeinflusste später auch die Fühler, deren Stellung durch Rückstauchung des oberen Teiles der Praefrons verändert wurde (Abb. 9). Vielleicht wurden auch bei Formen mit besonders langem Rüssel die Fühler sekundär wieder etwas verkürzt. Es ist bei diesem wie bei den folgenden noch zu schildernden Prozessen durchaus unwahrscheinlich, daß die Entwicklung nur auf einem Wege und in einer Richtung vor sich ging. Neben Prozessen der Parallelentwicklung mag es auch solche der Rückentwicklung gegeben haben, so daß beispielsweise auch eine sekundäre Verkürzung des Rüssels mit entsprechender Wiedergewinnung der Bewegungsfreiheit der Fühler und ihrer erneuten Verlängerung vorgekommen sein mag. Eine genauere Durcharbeitung der Gruppe würde diese Vorgänge wohl aufdecken können.

Auch bei den Myopinae verlängerte sich der Rüssel, und auch hier anscheinend zunächst (Zodionini) ohne Beteiligung der Labellen. Bei den meisten Arten (Myopini) aber wurden auch die Labellen stark verlängert und nach hinten umgeschlagen. Das führte bei den Myopinae frühzeitig zu einer Verkürzung der Fühler. Die Fühlergruben, sei es, daß diese hier selbständig entstanden sind, oder sei es auch, daß ursprünglich ähnlich wie bei den Conopinae ausgebildete Gruben schon vorhanden waren, konnten dadurch auf den oberen Teil der Praefrons beschränkt werden. Außerdem verschmolzen sie durch Rückbildung des trennenden Kiels zu einer mehr oder weniger einheitlichen unpaaren Grube. Der Fühlersockel wurde reduziert. Möglicherweise hängt damit auch die Verlängerung der Schenkel der Bogennaht (*Dalmannia*, Abb. 7, aber auch bei manchen Arten der Gattung *Myopa*) zusammen. Rein formal kann man sich vorstellen, daß die Rückbildung des Fühlersockels, der ja von der Praefrons gebildet wird, durch Vertiefung und Verlängerung der Falte erfolgte, die zwischen Prae- und Postfrons liegt und als Bogennaht bezeichnet wird. Jedenfalls sind die Schenkel der Bogennaht bei manchen Myopinae nicht weniger lang als bei den am stärksten abgeleiteten Schizophora. Da das aber keineswegs für alle gilt, bleibt die Erklärung mindestens fragwürdig.

Die Verkürzung der Fühlerborste und die Rückbildung ihrer Gliederung ist bei den Myopinae wahrscheinlich selbständig und auf anderem Wege erfolgt als bei den Conopinae. Sie blieb aber, zum Unterschied von den Conopinae, bei den Myopinae in ihrer ursprünglichen dorsalen Stellung.



Wahrscheinlich können die verschiedene Ausbildung der Fühler bei den Conopinae und Myopinae, die Ausbildung des Rüssels, die Entwicklung der Flügelform und die wieder dadurch beeinflusste Veränderung des Flügelgeäders, Veränderungen in der allgemeinen Gestaltung des Abdomens, der Kopulationsorgane, ihrer Hilfseinrichtungen („Theka“!) und des Legrohres durch Verschiedenheiten in der Lebensweise erklärt werden. Leider liegen über das Verhalten der Conopidae aber bisher nur wenige Beobachtungen vor: „Die *Conops*“ sind, entsprechend ihrer Grazie, die beweglicheren, wenn auch ihr Naturell nicht sehr sprühend zu sein scheint; SCHINER sagt von ihnen: „Sie sind sehr scheu, in ihren Bewegungen ruhig“; dagegen charakterisiert er die Myopen als absolute Phlegmatiker: „Sie sind besonders träge und können oft mit den Fingern berührt werden, ohne fortzufliegen“ (STREIFF 1906).

Die Vermutung, daß die geschilderten Bauplanverschiedenheiten, dazu aber z. B. auch die Verkleinerung der Augen bei den Myopinae, die Reduktion der Ozellen bei den Conopinae und manches andere, etwas mit diesem verschiedenen Verhalten zu tun haben, läßt sich kaum abweisen. Ohne ausgedehnte Freilandbeobachtungen müssen aber alle ins einzelne gehenden evolutionsbiologischen Spekulationen reine Phantasie bleiben. Man möchte vor allem noch wissen, welche Art von Blüten die Arten mit verschieden ausgebildetem Rüssel besuchen, wie die Conopinae und die Myopinae ihre Wirte finden und ob möglicherweise Beziehungen bestehen zwischen dem Besuch verschiedener Blüten durch Arten mit verschieden ausgebildetem Rüssel und einer etwa verschiedenen Auswahl von Hymenopteren, denen sie dabei begegnen und die ihnen als Wirte ihrer Larven dienen.

Bedenkt man, wie mühevoll und zeitraubend Beobachtungen sein müßten, die zur Beantwortung dieser Fragen führen können, und wie wenig gewonnen wäre, wenn solche Beobachtungen auf die einheimischen Arten beschränkt blieben, dann kann man ermesen, wieviel Zeit noch vergehen wird, ehe eine auch nur einigermaßen solide Grundlage für die evolutionsbiologische Erklärung der phylogenetischen Entwicklung der Conopidae geschaffen sein wird. Die wenigen oben vorgeführten Überlegungen können aber vielleicht als Anregung für künftige gezielte Beobachtungen dienen.

Wenn wir die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Stylogastridae und Conopidae für gut begründet halten, dann ergibt sich aus der Entdeckung von *Palaeomyopa* im Baltischen Bernstein, die offenbar schon wegen des Baues ihrer Fühler zu den Conopidae gehört, daß dieses Schwestergruppenverhältnis zur Bernsteinzeit bereits bestanden hat und daher bereits früher entstanden sein muß. *Palaeomyopa* gehört offenbar in die Stammgruppe der Conopidae: Es lassen sich keine Merkmale finden, die eine „Ableitung“ aller rezenten Conopidae von *Palaeomyopa tertiaria* ausschließen würden. Natürlich läßt sich andererseits auch nicht beweisen, daß *Palaeomyopa tertiaria* tatsächlich die Stammart aller rezenten Conopidae ist. Mit ihrer Hilfe läßt sich aber nicht begründen, daß die beiden Teilgruppen der Conopidae (Conopinae und Myopinae) zur Bernsteinzeit bereits getrennt waren.

Nach den Grundsätzen, die bei der Bearbeitung der Acalyptratae des Bernsteins angewandt wurden (HENNIC 1965), dürften wir daher die beiden Gruppen, die bisher als Unterfamilien bezeichnet wurden, nur als Tribus, Conopini und Myopini ansehen. Die beiden bisher als Familien bezeichneten Teilgruppen der Archischiza müßten wir folgerichtig nur als Unterfamilien, Stylogastrinae und Conopinae, einer einzigen Familie, Conopidae, bewerten, da mit Hilfe des Fossilfundes nur die Entstehung dieser beiden Gruppen vor der Bernsteinzeit hinreichend wahrscheinlich gemacht werden kann.

Das würde bedeuten, daß die rezenten Archischiza zusammen nur einer einzigen Gruppe angehören, die ihrem Alter nach einer der vielen Familien der Muscaria entspricht. Die oben gestellte Frage nach dem Grund des so verschiedenen rezenten Artenbestandes der beiden Schwestergruppen Archischiza und Muscaria (650 gegen 27 000 Arten) wäre dann so zu beantworten: Nicht ein von Anfang an charakteristisch ver-



schiedenes Tempo der Speziation bei den beiden Schwestergruppen Archischiza und Muscaria erklärt ihren so verschiedenen Bestand an rezenten Arten, sondern die Tatsache, daß es bei den Muscaria vielen, bei den Archischiza aber nur einer der wahrscheinlich schon in der Kreide entstandenen Arten gelang, mit Nachkommen bis zur Gegenwart zu überleben. Wahrscheinlich ist es die Anpassung an eine parasitische Lebensweise der Larven, insbesondere wohl die Anpassung an aculeate Hymenopteren als Wirte, gewesen, die das Überleben oder mindestens die Entfaltung dieses einen Teilzweiges der Archischiza ermöglichte. Nachdem die Anpassung an den Parasitismus gelungen war, erfuhr dieser eine Entfaltung, die ihrem Ergebnis nach durchaus der Entfaltung einer Teilgruppe der Muscaria von vergleichbarem Alter entspricht. Die morphologische Divergenz dürfte sogar größer sein als bei manchen der in diesem Sinne vergleichbaren Teilgruppen der Muscaria.

Nun folgt aus der Definition des Begriffes „Stammgruppe“, der einen Kompromiß an die beschränkten Möglichkeiten der Paläontologie darstellt (vgl. HENNIG 1965), allerdings, daß Arten, die zu einer solchen gezählt werden müssen, durchaus neben Arten von Gruppen gelebt haben können, die aus dieser Stammgruppe hervorgegangen sind (Abb. 2 bei HENNIG 1965). Aus dem Nachweis von *Palaeomyopa tertiaria*, die wir möglicherweise in die Stammgruppe der Conopidae stellen müssen, folgt also keineswegs zwingend, daß es zur Bernsteinzeit die Myopinae und die Conopinae, die aus dieser Stammgruppe hervorgegangen sind, noch nicht gegeben haben kann. Zur Prüfung dieser Frage steht uns die geographische Verbreitung der rezenten Arten zur Verfügung:

Die Archischiza als Gesamtgruppe sind nahezu über die ganze Welt verbreitet. Sie sind nur aus Neuseeland bisher nicht bekannt und kommen dort wahrscheinlich auch nicht vor. Eine deutliche geographische Vikarianz zwischen Teilgruppen der Archischiza ist nicht zu erkennen.

Was diese anbelangt, so sind die Stylogastridae mit etwa 35 Arten in Amerika, vorwiegend Südamerika, und mit einer etwas geringeren Artenzahl in den Tropen der Alten Welt (13 Arten in Afrika einschließlich Madagaskar; 2 Arten in der orientalischen Region; 1 Art in Neuguinea) verbreitet. Dieses Verbreitungsbild muß nicht notwendigerweise auf eine Ausbreitung der Gruppe in sehr alter Zeit hinweisen. Entscheidend ist die Frage, ob die Stylogastridae in Südamerika der alttertiären (Edentatenschicht im Sinne von ARLDT) oder der jüngeren (Felidenschicht im Sinne von ARLDT) Faunenschicht angehören. Die nordamerikanische Art (*St. neglecta* Willist.) und auch die mittelamerikanischen Arten könnten wohl Relikte sein, die in den Gebieten seßhaft geblieben sind, aus dem die ganze Gruppe nach Südamerika vorgeedrungen ist. Wenn sie aber Rückwanderer sein sollten, die erst im Jungtertiär nach Norden gekommen sind, würde sich die Folgerung schwerlich vermeiden lassen, daß die Stylogastridae in Südamerika zur alttertiären Faunenschicht gehören. Da wir nach dem Funde von *Palaeomyopa*, der wahrscheinlich doch dem oberen Eocän (?) angehört, annehmen müssen, daß mindestens zu dieser Zeit die Stylogastridae als selbständige Gruppe bereits bestanden haben, ist das nicht unmöglich. Die Frage ist offen. Sie müßte sich aber durch eine sorgfältige vergleichende Untersuchung der rezenten Stylogastridae beantworten lassen.

Die Myopinae zeigen ein Verbreitungsbild, aus dem man kaum auf ihr Alter schließen kann. Die nicht sehr zahlreichen neotropischen Arten bilden keine geschlossene Verwandtschaftsgruppe. Sie sind offensichtlich Abkömmlinge mehrerer verschiedener Artengruppen der Nordkontinente und könnten daher in Südamerika recht gut der jungtertiären Faunenschicht angehören. Aus Australien (Victoria) ist bisher nur 1 Art der Gattung *Myopa* bekannt.

Interessanter sind die Conopinae. Die Beurteilung der südamerikanischen Arten kann zwar nicht anders ausfallen als bei den Myopinae, obwohl sie zahlreicher sind (75 Arten). In Australien aber sind die Conopinae mit mehreren endemischen

Gattungen vertreten. Mindestens einige von diesen (*Heteroconops*, *Delkeskampomyia*, ?*Smartiomyia*) scheinen eine engere Verwandtschaftsgruppe zu bilden. Leider geht aus KRÖBER's Beschreibungen (1939/40) nicht hervor, welcher Art die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen (nicht in Australien vorkommenden) Gattungen der Unterfamilie sind. Interessant ist aber seine Angabe, daß die Fauna Australiens „mit der orientalischen kaum Berührungspunkte aufweist“ (1939, p. 594). Das, die Verbreitung einiger Arten in Westaustralien und Tasmanien sowie die Tatsache, daß einige der australischen Arten mindestens im Besitz von 3 Ozellen, vielleicht auch in der Kürze des Rüssels, ursprüngliche Züge aufweisen, sprechen nicht dafür, daß diese Arten der jung- bis posttertiären Faunenschicht angehören. Es wäre dringend wichtig, diese Frage genauer zu untersuchen.

MALLOCH (in AUBERTIN & MALLOCH 1933) hat eine Art aus Chile (*atratus*) in die Gattung *Microconops* gestellt, die im übrigen mit 7 Arten in Australien (auch Westaustralien und Tasmanien) verbreitet ist (siehe KRÖBER 1940). Das könnte für die Bestimmung des Alters der Conopinæ höchst wichtig sein. Aber gesichert ist die Zugehörigkeit der chilenischen Art zu der australischen Gattung *Microconops* noch nicht.

Alles in allem vermittelt die Analyse des Verbreitungsbildes aber doch den Eindruck, daß wohl nicht alle rezenten Artengruppen der Conopinæ erst seit der Bernsteinzeit entstanden sind. Wir müssen daher die Frage stellen, ob wir nicht, nach dem Prinzip der wechselseitigen Erhellung, daraufhin unsere Annahme von der Zugehörigkeit der Gattung *Palaeomyopa* zur Stammgruppe der Conopidae revidieren müssen.

An der Tatsache, daß *Palaeomyopa* in mehreren Merkmalen ursprünglicher ist als alle rezenten Conopidae (sowohl Conopinæ wie Myopinæ), ändert sich freilich nichts. Aber daraus folgt nur (Abb. 23), daß *Palaeomyopa* sowohl in die Stammgruppe der Conopidae (Abb. 23 B, C) wie auch in die der Conopinæ (Abb. 23 D, E) oder der Myopinæ (Abb. 23 A) gehören könnte. Keine der bekannten Tatsachen, auch wenn sie uns zu der Ansicht zwingen sollten, daß die Conopinæ und Myopinæ bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind, kann eine der 3 Möglichkeiten wahrscheinlicher machen als die anderen. Da aber, wenn die Zuordnung einiger der australischen Conopinæ zur alttertiären Faunenschicht (Marsupialier-Schicht im Sinne von ARLDT) sich als richtig erweisen sollte, zwingend gefolgert werden müßte, daß die entscheidenden Merkmale der Conopinæ (Reduktion der Fühlerborste zu einem „Endgriffel“ des 3. Fühlergliedes; Flügelgeäder) bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind, wird man der Meinung zuneigen, daß *Palaeomyopa* eher in die Stammgruppe der Myopinæ als in die der Conopinæ gehören dürfte. Da insbesondere die Möglichkeit besteht, daß einige der abgeleiteten Merkmale, in denen Conopinæ und Myopinæ übereinstimmen und die bei *Palaeomyopa* noch nicht vorhanden sind (Verlängerung des Rüssels, Reduktion der Fühlerborste, Fühlergruben), durch Konvergenz entstanden sind, steht dieser Deutung nichts entgegen. Ich erwähne diese zur Zeit nicht begründbare und nach dem Bau des Abdomens vielleicht sogar unwahrscheinliche Annahme nur deshalb, weil eine genauere Untersuchung der Myopinæ später vielleicht abgeleitete Merkmale zutage fördern könnte, die auch bei *Palaeomyopa* vorhanden sind. Man sollte darauf besonders achten. Im übrigen ist daran zu erinnern (siehe oben), daß auch die Zugehörigkeit von *Palaeomyopa* zur Stammgruppe der Conopidae durchaus mit einem höheren Alter des Schwestergruppenverhältnisses Myopinæ/Conopinæ verträglich ist (Abb. 23 D, E).

Unsere Annahme, daß die Conopidae und Stylogastridae zusammen nur einem Teilzweig der Muscaria entsprechen, obwohl Archischiza und Muscaria Schwestergruppen

Abb. 23. Verschiedene Möglichkeiten der Stellung von *Palaeomyopa* im System der Archischiza. *Palaeomyopa* ist hier in die „Schemata zur Bewertung der Fossilien“ (HENNIG 1954, Beitr. Ent. 4, Fig. 269 D, Fig. 270, 271) eingetragen entsprechend den Möglichkeiten, die sich aus der Deutung ihrer Merkmale ergeben. Vergleiche dazu den Text oben.

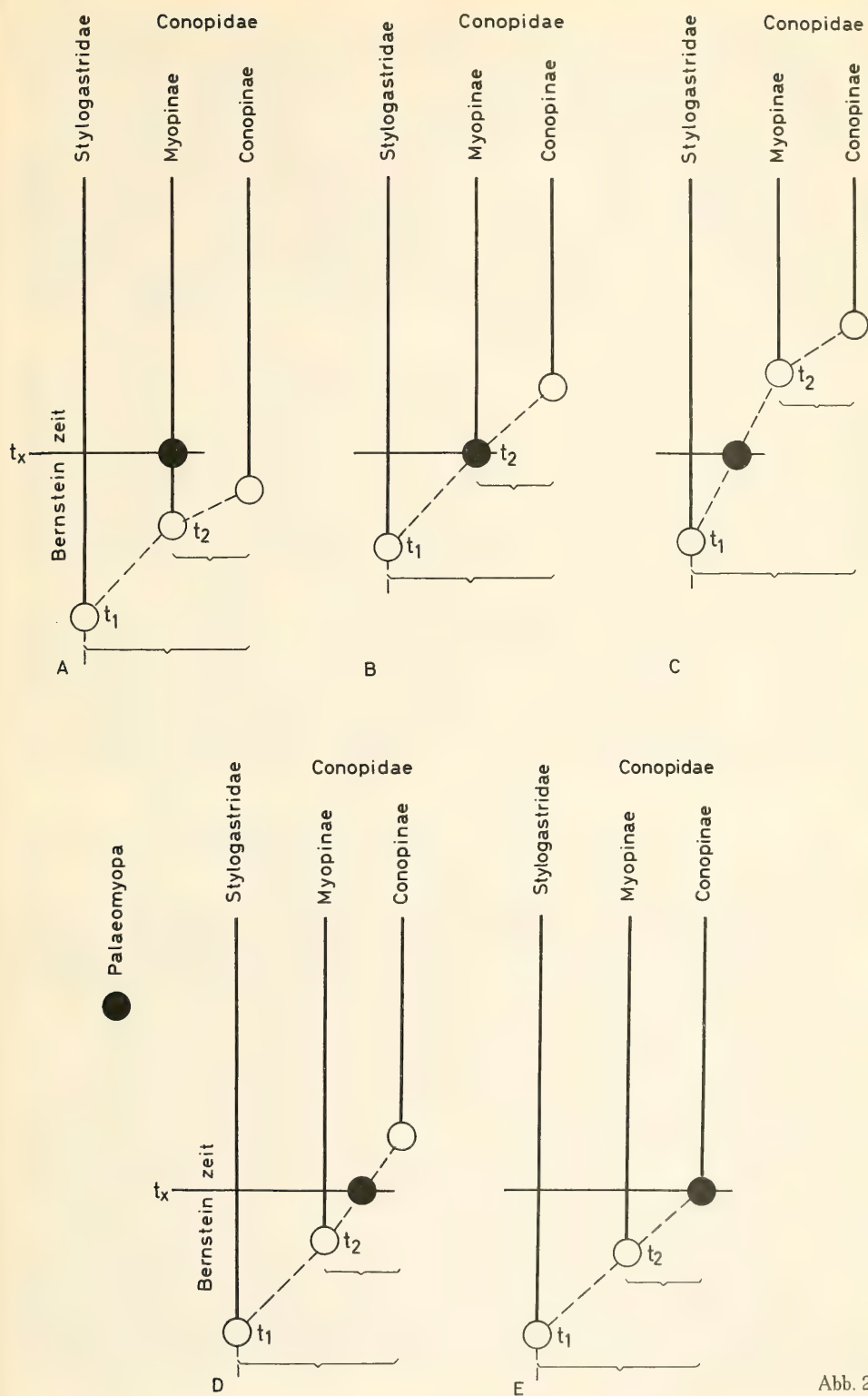


Abb. 23



sind, und unsere daraus folgende Erklärung des so verschieden großen Artenbestandes der beiden Gruppen, wird von der Überlegung, daß Myopinae und Conopinae bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sein könnten, nur wenig beeinflusst. Auch die Teilgruppen, die wir zur Zeit bei den Muscaria als Familien oder Familiengruppen bezeichnen, sind etwas verschieden alt. Beispielsweise dürfte die „Familie“ Sciomyzidae“, was ihr Alter anbelangt, nicht einer Familie der Nothyboidea, sondern eher dieser ganzen „Superfamilie“ entsprechen. Aus der Analyse des Verbreitungsbildes ergibt sich vielleicht, daß die rezenten Archischiza zusammengekommen eher einer der älteren als einer der jüngeren „Familien“, etwa der Acalyptratae, entsprechen. In Anbetracht dieser noch bestehenden Ungenauigkeiten und Unklarheiten läßt es sich daher durchaus vertreten, wenn wir mit ROHDENDORF die Stylogastridae und Conopidae als Familien bezeichnet haben und wenn wir die Teilgruppen der Conopidae (Myopinae und Conopinae) als Unterfamilien ansehen.

Wenn die aus der Analyse des Verbreitungsbildes gezogene Folgerung, daß die Conopinae und Myopinae (ebenso wie natürlich die Stylogastridae) bereits vor der Bernsteinzeit entstanden sind, sich als richtig erweisen sollte, dann würde sich, selbst wenn wir unsere unvollständige Kenntnis des rezenten Artenbestandes in Rechnung stellen, ergeben, daß die Zahl der Arten, die bei den Archischiza aus einer Art der Bernsteinzeit maximal entstanden sein können, keineswegs so groß ist wie wahrscheinlich bei den besonders „erfolgreichen“ Teilgruppen der Muscaria. Die Stylogastridae und Conopidae gleichen in dieser Beziehung wahrscheinlich eher den durchschnittlichen Acalyptraten-Familien gleichen Alters. Als erfolgreichste Teilgruppe der Archischiza müssen wohl die Conopinae angesehen werden.

Zur Rechtfertigung der vorstehenden Überlegungen, die etwas langatmig erscheinen mögen, sei gesagt, daß sie nicht nötig gewesen wären, wenn wir mehr über die rezenten Arten und über das phylogenetische System der Archischiza wüßten. Da es aber so viele offene Fragen gibt und Fragen nur beantwortet werden können, wenn sie einmal gestellt sind, schien eine besonders umsichtige und umständliche Erörterung aller Probleme, die durch den Fund von *Palaeomyopa* gestellt werden, gerechtfertigt und notwendig.

### Gattung *Palaeomyopa* Meunier

1899 MEUNIER, Bull. Soc. Ent. France (1899), p. 146 (Species typica: *Palaeomyopa tertiaria* Meunier 1912 = *Palaeomyopa* spec. Meunier 1899).

Synonym: *Palaeosicus* Meunier (1916, Tijdschr. Ent. 59, p. 280; Species typica: *Palaeosicus loewi* Meunier 1916 = *Palaeomyopa tertiaria* Meunier 1912).

Der Gattungsname *Palaeosicus* ist bisher, auch im Nomenclator Zoologicus von NEAVE, übersehen worden. Die Annahme, daß *Palaeosicus* nicht von *Palaeomyopa* verschieden ist, beruht auf den nachstehend angeführten Gründen.

*Palaeomyopa tertiaria* Meunier (Abb. 1, 15, 20, 24—27).

1950 LOEW, Programm Realschule Meseritz, p. 43: gen. spec.

1899 MEUNIER, Bull. Soc. Ent. France (1899), p. 145—146, Abb. auf p. 145: Habitus, Fühler: *Palaeomyopa* spec.

1912 MEUNIER, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36, p. 177: *Palaeomyopa tertiaria*.

Synonym (nov. syn.): *Palaeosicus loewi* Meunier (1916, Tijdschr. Ent. 59, p. 280, Abb. 8, 9: Flügel, Fühler).

#### Vorliegendes Material:

1 ♀ ohne Nummer: Bernsteinsammlung der Universität Königsberg, Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier.

1 ♀ Nr. In. 22212, Dept. of Palaeontology des British Museum (Nat. Hist.) London: „Dr. H. LOEW Coll., Purch'd. F.A.B. Lord, July 1922“ und handschriftlich (LOEW?): „Myopar. od. Rhophalom“.

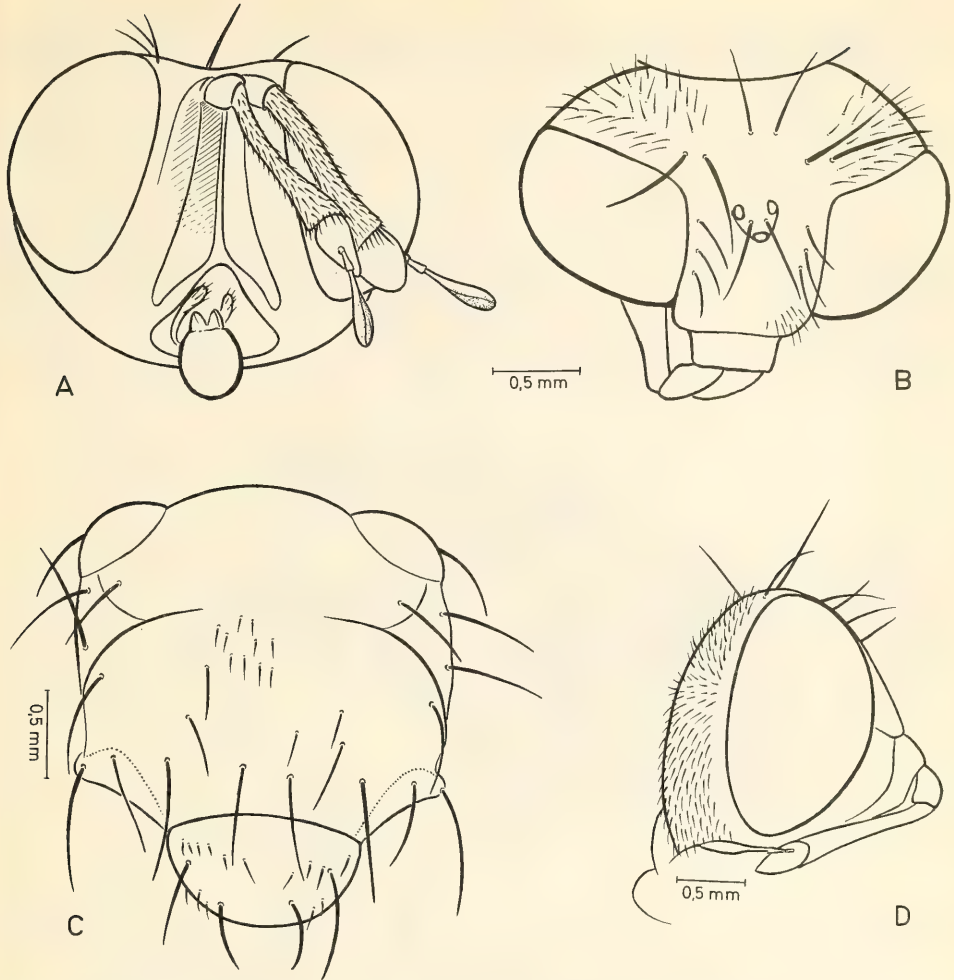


Abb. 24. Kopf und Thorax von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier. In Teilabbildung A und C ist das Exemplar Nr. In. 22212, in Teilabbildung B und D das Exemplar Nr. In. 22206 dargestellt. Beide im British Museum. In Teilabbildung A ist der Rüssel nach dem Exemplar Nr. In. 22212 ergänzt.

1 ? (beschädigt) Nr. In. 22206 in derselben Sammlung und mit denselben Angaben über die Herkunft; dazu handschriftlich (Loew?): „Acalypt. Ortalidae“.

Die Herkunftsangaben der beiden Exemplare im British Museum machen es wahrscheinlich, daß wenigstens eines von ihnen der Angabe Loew's (1850) über das Vorkommen von Conopidae im Bernstein zugrunde lag. Da Loew keine Art beschrieben oder benannt hat, ist das aber unerheblich. Beide Exemplare stimmen mit dem Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier genau überein. Die einzigen Unterschiede, die ich finden kann, bestehen darin, daß bei den Londoner Exemplaren (soweit die Flügel erkennbar sind) die Mündungen von  $r_{4+5}$  und m etwas weniger weit getrennt sind und die hintere Querader (tp) etwas weniger schräg gestellt ist (Abb. 25) als beim Holotypus von *Palaeosicus loewi* (Abb. 15). Das sind aber sehr geringfügige Unterschiede, die durchaus im Rahmen der individuellen Variabilität liegen können.

MEUNIER (1916) gibt als Unterschied zwischen „*Palaeosicus loewi*“ und der früher von ihm beschriebenen „*Palaeomyopa tertiaria*“ an, daß bei *Palaeomyopa* die „Hinter-

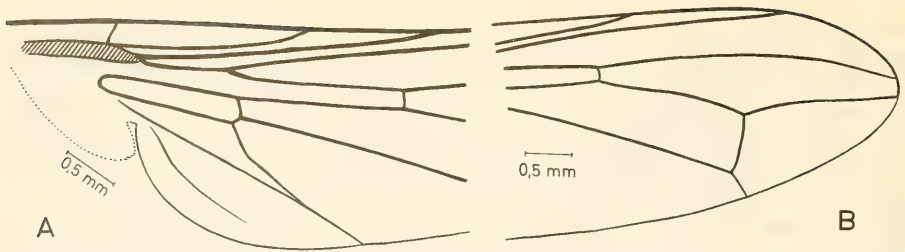


Abb. 25. Flügel von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier. Teilabbildung A nach dem Exemplar Nr. In. 22206, Teilabbildung B nach dem Exemplar Nr. In. 22212. Beide im British Museum. Vergleiche dazu auch Abb. 15.

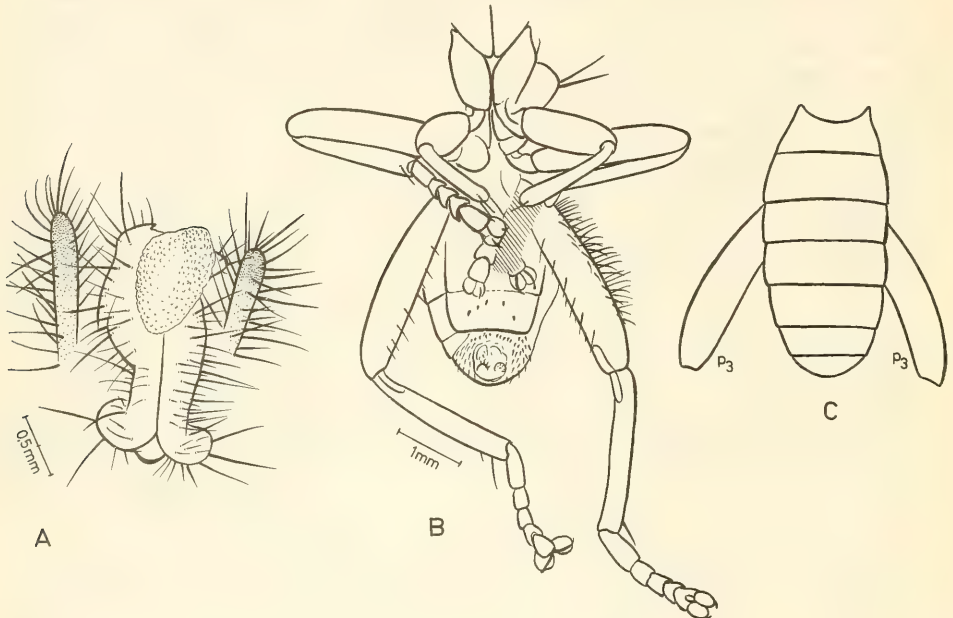


Abb. 26. Rüssel (A: Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier), Abdomen und Beine von *Palaeomyopa tertiaria* Meunier (B von der Ventral-, C Dorsalseite). p<sub>3</sub> Hinterbeine. Beide Zeichnungen nach dem Exemplar Nr. 22212 (British Museum). Teilfigur A: Labellen und Palpen.

randzelle (Cubitalzelle)“ deutlich gestielt, bei *Palaeosicus* aber offen sei. Außerdem soll nach seiner Angabe die Analzelle („Cellule anale“) bei *Palaeosicus* nicht geschlossen und gestielt, sondern hinten nur verengt sein. Das letztere trifft nicht zu. Beim Holotypus von *Palaeosicus loewi* (Abb. 15) ist die Analzelle genauso geschlossen und gestielt wie bei allen bekannten rezenten Conopidae. MEUNIER's Abbildung (1916, Fig. 8) ist ungenau. Die „Hinterrandzelle“ ist im Gegensatz zu der Angabe von MEUNIER (1916) auch bei *Palaeomyopa* nach der Abbildung bei MEUNIER (1899) offen. Ich vermute, daß MEUNIER 1916 den Typus von *Palaeomyopa tertiaria* nicht mehr zur Verfügung hatte und daß er den Unterschied aus seinen alten Angaben von 1899 konstruiert hat. Dabei muß ihm eine Verwechslung von „Hinterrandzelle“ und „Analzelle“ unterlaufen sein. Auch 1916 gibt er einmal an „Cellule anale (cubitale COMSTOCK and NEEDHAM)“, wenige Zeilen später aber „Hinterrandzelle (Cubitalzelle)“. Ich glaube daher nicht, daß *Palaeomyopa tertiaria* und *Palaeosicus loewi* verschiedene Arten sind.



Die wichtigsten Merkmale der 3 mir vorliegenden Exemplare sind bereits oben angegeben worden. Hier sei nur noch auf die Beborstung hingewiesen, die bisher noch nicht beschrieben wurde:

Auf der Stirn (Abb. 24 B) sind divergierende pvt, vte, vti, oc und jederseits 3 or vorhanden. Vibrissen fehlen wie bei allen rezenten Conopidae.

Auch die Beborstung des Thorax (Abb. 24 C) ist kräftig entwickelt. Es sind vorhanden: 1 h, 1 prs, 2 n, 1 sa, 2 pa, 3 dc, 1 prsc und 2 (Paar) sc. Von den 3 dc sind die beiden vorderen wesentlich schwächer und kürzer als die hinteren. Sie stehen bei dem Exemplar In. 22212 auf der rechten Körperseite weiter hinten als auf der linken. Vor den prsc steht auf der rechten Körperseite noch eine kürzere und schwächere Borste. Auf der linken Körperseite ist weder eine Borste noch die Narbe einer solchen zu erkennen. Beim Holotypus von *Palaeosicus loewi* sind nur 2 dc erkennbar, aber der Thorax ist stark verschleiert. Propleura bei dem Exemplar In. 22206 mit mehreren

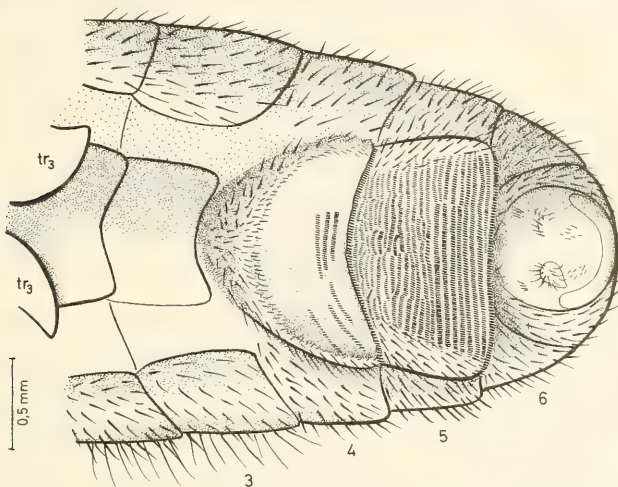


Abb. 27. Abdomen (♀) von *Palaeomyopa tertiaris* Meunier (Holotypus von *Palaeosicus loewi* Meunier), Ventralseite. tr<sub>3</sub>: Trochanteren der Hinterbeine. Vergleiche dazu auch Abb. 20.

kurzen Haarborsten wie bei rezenten Arten, bei den beiden anderen Exemplaren nicht deutlich zu erkennen. Meso- und Pteropleura nackt. Auf der Sternopleura sind bei dem Exemplar In. 22206 nur in der Nähe des Oberrandes 2 lange und kräftige Borsten zu erkennen. Bei den anderen beiden Exemplaren ist aber ganz deutlich, daß noch weitere, kürzere Haarborsten vorhanden sind. Flügelgeäder (Abb. 15, 25) wie oben beschrieben. Es sei aber noch besonders darauf hingewiesen, daß die Mündungen von  $r_{4+5}$  und  $m_1$  ziemlich weit voneinander entfernt sind und daß  $cu_{1b}$  einen deutlichen, nach hinten gerichteten Knick besitzt.

Präapikalborsten sind an allen Schienen der kräftigen Beine vorhanden.

Körperlänge etwa 7,5 mm.

Wie oben auseinandergesetzt, muß *Palaeomyopa* nach ihren Merkmalen wahrscheinlich in die Stammgruppe der Conopidae gestellt werden. Nähere Verwandtschaft mit den Conopinae oder Myopinae läßt sich nicht nachweisen. Daß die Imagines von *Palaeomyopa*, wie alle rezenten Archischiza, Blütenbesucher waren, geht aus den Pollinien hervor, die MEUNIER am 2. Fühlerglied seines Exemplares gefunden und abgebildet hat. Sehr wahrscheinlich ist, daß die Larven Parasiten aculeater Hymenopteren waren.

## Literaturverzeichnis

- ACZÉL, M. L.: Catalogo de la familia „Conopidae“ de la region neotropical. — Acta zool. Lilloana 9, p. 49—84, 1950.
- AUBERTIN, D., & MALLOCH, J. R.: Conopidae. — Dipt. Patag. S. Chile 6, p. 171—175, 1933.
- ENDERLEIN, G.: 22. Ordnung: Zweiflügler, Diptera. — Tierwelt Mitteleuropas VI. Band, 2. Liefg., Insekten 3, p. XVI. 1—XVI. 259, 1936.
- FREY, R.: Studien über den Bau des Mundes der niederen Diptera Schizophora nebst Bemerkungen über die Systematik dieser Dipterengruppe. — Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 48, no. 3, 245 pp., 1921.
- HANDLIRSCH, A.: Kapitel 7. Palaeontologie in CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie III., Jena 1920—1921 (Conopidae: p. 269, 1921).
- HENDEL, FR.: Diptera = Fliegen in KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie IV., 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, 1936/37.
- HENNIG, W.: Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. — Beitr. Ent. 8, p. 505—688, 1958.
- Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipterengruppe. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 145, p. 1—215, 1965.
- KRÖBER, O.: 35. Conopidae in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region IV. 7 (Liefg. 3), Stuttgart 1925.
- Beiträge zur Kenntnis der Conopiden I—VI. — Ann. Mag. Nat. Hist. (11) 4, p. 362—395, 454—468, 525—543, 594—607, 1939 und l. c. (11) 5, p. 203—245, 1940.
- LINDNER, E.: Ostafrikanische Omphralidae, Therevidae und Conopidae. — Jahreshfte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg 110, p. 19—23, 1955.
- LOEW, H.: Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — Programm Realschule Meseritz, 44 pp., 1850.
- MEIJERE, J. C. H. DE: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandtschaft der Conopidae. — Tijdschr. Ent. 46, p. 144—225, 1904.
- MEUNIER, F.: Sur les Conopaires de l'ambre tertiaire. — Bull. Soc. Ent. France (1899), p. 145—146, 1899.
- Coup d'oeil rétrospectif sur les Diptères du succin de la Baltique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36 (Mémoires), p. 160—186, 1912.
- Sur quelques diptères (Bombylidae, Leptidae, Dolichopodidae, Conopidae et Chironomidae) de l'ambre de la Baltique. — Tijdschr. Ent. 59, p. 274—286, 1916.
- ROHDENDORF, B. B.: Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasjekomych. — Trudy paleontolog. Instituta 100, p. 1—311, Moskau 1964.
- SCUDDER, S. H.: The Tertiary Insects of North America. — Rep. U. S. Geol. Surv. XIII, 734 pp., 1890.
- SÉGUY, E.: Ordre des Diptères in P.-P. GRASSE, Traité de Zoologie X. 1, p. 449—744, 1951.
- STREIFF, R. N.: Über das unpaare Organ der Dipterenfamilie der Conopidae. Eine anatomisch-physiologische Untersuchung über das Abdomen dieser Familie. — Zeitschr. wiss. Zool. 84, p. 139 bis 203, 1906.
- STUCKENBERG, B. R.: A study on the biology of the genus *Stylogaster*, with the description of a new species from Madagascar. — Rev. Zool. Bot. Afr. 68, p. 251—275, 1963.
- ZIMINA, L. V.: New Data on the Conopidae System exemplified by the representatives of the USSR Fauna. — Zool. Journ. (Akad. Nauk SSSR) 39, p. 723—733, 1960.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

574.0643  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Juli 1966

Nr. 155

### *Testudo graeca terrestris* Forskål neu für die Türkei

Von Claus-Peter Herrn, Stuttgart

Mit 1 Abbildung

Probleme des Storchzuges am Golf von Iskenderun zu klären, war Aufgabe und Ziel einer mehrwöchigen Reise\* in die südliche Türkei im Sommer 1965, die von den Herren Dr. H. REQUATE (Wilhelmshaven), H. HECKENROTH (Hannover), R. LÖHMER (Kiel) und mir durchgeführt wurde.

Die Aufgabenstellung verlangte eine ausgedehnte Beobachtertätigkeit im gesamten Gebiet des Golfes. Mit dieser Tatsache war ich von H. HECKENROTH vor Antritt der Reise vertraut gemacht worden, der zum drittenmal Iskenderun aufsuchte. Bei einer Vorbesprechung machte mich Herr Dr. H. WERMUTH (Ludwigsburg) (ihm sei an dieser Stelle für seine freundliche Hilfe herzlich gedankt) darauf aufmerksam, auf die Subspecies *T. g. terrestris* Forskål der Maurischen Landschildkröte zu achten, mit deren Vorkommen hier, nördlich ihres bisher bekannten Verbreitungsgebietes, durchaus zu rechnen sei.

Das Verbreitungsgebiet dieser südöstlichen Rasse der *Testudo graeca*, über deren systematische Stellung und Nomenklatur längere Zeit Ungewißheit herrschte (vgl. MER-TENS 1946 und WERMUTH 1958), reicht nach WERMUTH (1958) von Syrien nach Israel und vom nördlichen Ägypten bis Libyen. Das Areal nördlich davon, also die östlichen Balkanländer, durch Kleinasien, Kaukasien bis nach Persien hinein, wird von der Rasse *ibera* Pallas besiedelt, die auch von uns in Anatolien mehrmals gefunden wurde. Im Südwesten schließt sich durch Nordafrika bis Marokko und Südspanien die Nominatform an die *T. g. terrestris* an.

Die östliche Seite des Golfes von Iskenderun wird von einem nur wenige Kilometer breiten Landstrich eingenommen, dann steigt etwa parallel der Amanus als begrenzendes Gebirge auf. Seine Gipfel überragen stellenweise die 2000-m-Grenze. Auf der Höhe Iskenderun (also im mittleren Teil des östlichen Golfgebietes) bildet der 600 m hohe Belen-Paß weithin einen natürlichen Einschnitt in das Gebirgsmassiv, das nach Osten zu in die Senke des Amik-Gözü abfällt. Diese landschaftlichen Gegebenheiten sind insofern von Bedeutung, da wir *terrestris* östlich und westlich dieser natürlichen Grenze fanden. Die Fundorte Raum Erzin, westlich des Amanus und Hassa, am östlichen Fuße des Gebirges, begrenzen das derzeit bekannte Verbreitungsgebiet im Hatay nach Norden. Diese Nordgrenze deckt sich auch annähernd mit der des Golfes. In das Gebiet südlich der Grenze fallen noch einige andere Funde.

Die Biotope dieser Schildkröte bilden die mediterranen-südanatolischen Macchien (nach WALTHER 1956), deren Charakter den Sommer über zu Felswüsten hin tendiert und über deren floristische Zusammensetzung um diese Jahreszeit keine Aussage gemacht werden kann. Das mag auch der Grund für die Tatsache sein, daß die Mehrzahl der hier nachgewiesenen Fundplätze in Grenzbereichen der Kulturlächen liegen (abgeerntete Getreidefelder, Melonenkulturen, Feigen- und Olivenhaine), ja teils in

\* Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der an dieser Stelle herzlichst gedankt sei.



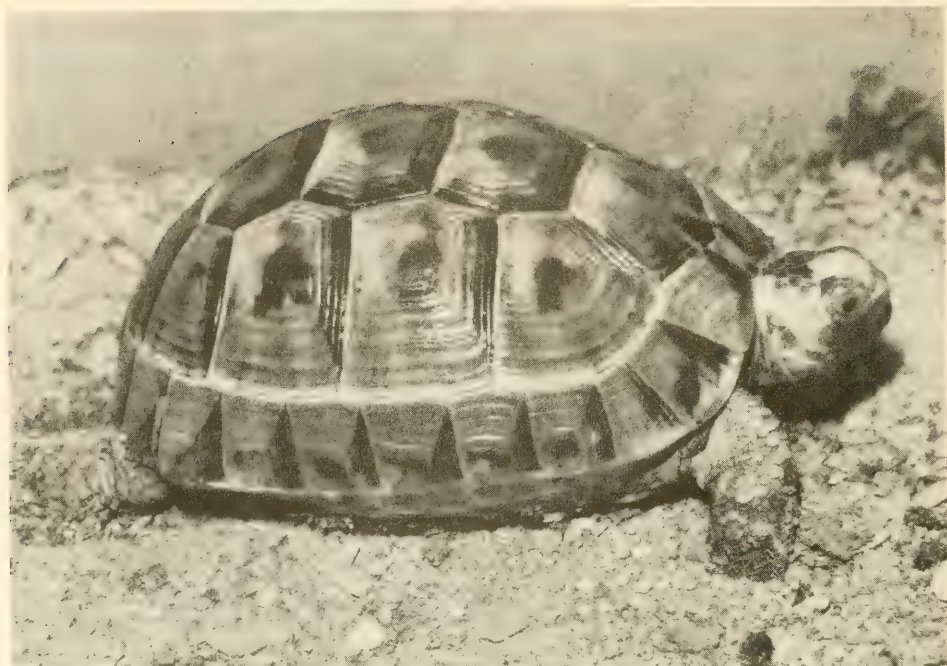


Abb. 1. *Testudo graeca terrestris* Forskål von Güveng, am östlichen Fuß des Amanus, 500 m N. N.

Gärten! Diese Beobachtungen decken sich mit den Angaben von HAAS (in litt.), wonach diese Schildkrötenrasse häufig in den Gärten des nördlichen Israel anzutreffen ist (vgl. WERMUTH 1958). Andererseits aber scheint sie nach BODENHEIMER (1935) auch im Süden der Wüste Negev vorzukommen, also in sehr dürftigen Biotopen.

Wie das Foto des Exemplars zeigt, das sich jetzt im Besitz von Dr. WERMUTH befindet, treffen die wesentlichen diagnostischen Merkmale zu: hervortretende helle Grundfärbung und die typische Gelbfärbung weiter Teile des Kopfes. Auffallend ist bei den von uns gefundenen Tieren, daß die dunkle Zeichnung des Carapax' stärker ausgeprägt ist als bei den von WERMUTH (1958) abgebildeten und diskutierten Exemplaren aus Syrien (genaue Herkunft fehlt) und Libyen (Derna). Die relativ stärkere dunkle Tönung ließ auch einen gewissen Zusammenhang mit der Größe der Tiere erkennen, denn die größeren Individuen scheinen auch die stärker ausgeprägte Zeichnung zu haben.

Die Tatsache, daß die Zeichnung des Carapax' bei den im Gebiet des Golfes von Iskenderun gefundenen Exemplaren stärker ist, läßt sich wohl dadurch erklären, daß wir uns hier an der nördlichen Verbreitungsgrenze der Rasse befinden und die dunkle Zeichnung der *terrestris* als eine Übergangsform zu der nordwärts sich anschließenden Subspecies *ibera* anzusprechen ist.

### Literatur

- BODENHEIMER, F. S. (1935): Animal Life in Palestina. Jerusalem.  
 MERTENS, R. (1946): Über einige mediterrane Schildkrötenrassen. — Senckenbergiana, Frankfurt a. M., 27, p. 111—118.  
 WERMUTH, H. (1958): Status und Nomenklatur der Maurischen Landschildkröte, *Testudo graeca*, in SW-Asien und NO-Afrika. — Senckenbergiana Biologica, Frankfurt a. M., 39, p. 149—153.

Anschrift des Verfassers:

Claus-Peter Herrn, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
 7 Stuttgart O, Schloß Rosenstein

574.0643  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Juli 1966

Nr. 156

## Stratiomyiden von Madagaskar

Von Erwin Lindner, Stuttgart

Mit einer Kartenskizze und 10 Abbildungen

Mit den beiden mir zur nachstehenden Bearbeitung übergebenen Sammlungen dürfte die Grundlage für einen Überblick der Stratiomyiden-Fauna Madagaskars gegeben sein. Es sind dies die Sammlung Dr. FRED KEISER (Naturhistorisches Museum in Basel) und seiner Gattin Frau Elisabeth KEISER, die von beiden in ausgezeichneter Qualität während ihrer Reise 1957/58 auf der großen Insel zusammengebracht wurde, sowie ein größerer Bestand an Arten aus Madagaskar des Musée royal de l'Afrique centrale in Tervuren (Belgien). Ich bin den ersterwähnten Sammlern bzw. den beiden Museen in Basel und Tervuren — hier Kollegen P. BASILEWSKY — zu Dank verpflichtet, daß sie mir das Studium dieser wertvollen Sammlungen ermöglichten und so wesentlich dazu beigetragen haben, unsere Kenntnisse über die Fauna Madagaskars zu erweitern.

Seit MACQUART und BIGOT, von welchen beiden die ersten Beschreibungen madagassischer Stratiomyiden stammen, ist in jüngerer Zeit nur wenig hinzugekommen. 1936 konnte ich über eine Ausbeute SEYRIGS berichten, und 1958 durfte ich eine kleine Sammlung B. STUCKENBERGS bearbeiten. Der besondere Charakter der Fauna Madagaskars trat schon in diesen Proben klar zutage; er wird bestätigt durch die Untersuchung der beiden nunmehr vorliegenden größeren Sammlungen mit vielen endemischen Formen und nur wenigen Beziehungen zur afrikanischen und zur indischen Fauna.

Auffallend ist das Vorwiegen von Sarginen,\* besonders des Genus *Chrysochroma* (mit 10 neuen Arten). Sehr bemerkenswert ist die Entfaltung des Genus *Gongrosargus* Lind. (1958) mit 6 neuen, ansehnlichen Arten, die durch einen sehr eigenartigen Geschlechtsdimorphismus ausgezeichnet sind. Ich beschrieb 1936 einen *Ptecticus maculipennis* auf Grund des dem von *Ptecticus* ähnlichen Fühlers; 1958 kam dazu ein *Gongrosargus imitans* (♂); seine Fühlerform ist die gewöhnliche, einfache, eines *Sargus*-(*Chrysochroma*)-Fühlers; die Art fiel aber durch ihre frappante Ähnlichkeit mit dem *Ptecticus maculipennis* auf, und nunmehr ergab sich, daß es tatsächlich nur das andere Geschlecht ist, d. h. daß in *Ptecticus maculipennis* das ♀ zu *Gongrosargus imitans* zu sehen ist, daß auch alle anderen Arten *Gongrosargus* im weiblichen Geschlecht den eigenartigen Fühler, die Männchen hingegen den einfachen Fühler von *Chrysochroma* besitzen (Abb. 1). *Gongrosargus imitans* Lind. ist somit synonym zu *Gongrosargus maculipennis* (Lind.) ♀. Die Gattung ist im übrigen durch das Fehlen der m-cu<sub>1</sub> im Flügelgeäder charakterisiert.

Neben ein paar neuen *Ptecticus*-Arten kommt auf Madagaskar auch *Ptecticus elongatus* Fabr. reichlich vor und unterscheidet sich in keinem Merkmal von der afrikani-

\* Da die MEIGEN-1800-Namen, die von einem Teil der Entomologen längere Zeit in Gebrauch waren, durch einen Beschluß der Internationalen Zoologischen Nomenklatur-Kommission als ungültig erklärt wurden, sehe ich mich veranlaßt, die bisher von mir benützten Gattungsnamen *Eulalia*, *Hermione* zu ersetzen durch *Odontomyia*, *Oxycera*. An Stelle von *Stratiomyia* Geoffr. 1764, emend., ist *Stratiomys* Geoffr. 1762 zu setzen.

Der Gattungsname *Sargus* Fabr. 1798 wurde 1907 zu Unrecht von BEZZI durch *Geosargus* ersetzt. (*Sargus* Cuv. 1817 ist synonym.)



Madagaskar mit den in der Arbeit erwähnten Fundorten.



schen Festlandform. Es ist bei der Biologie der Art möglich, daß die madagassische Population von Afrika eingeschleppt wurde, doch kann der Weg ebenso umgekehrt gewesen sein.

Ein Zugang in jüngerer Zeit ist die amerikanische *Hermetia illucens* L., die durch den neuzeitlichen Verkehr im vergangenen halben Jahrhundert sich in allen warmen Ländern ausbreiten konnte.

Was hinsichtlich der Verbreitung von *Ptecticus elongatus* gesagt wurde, kann auch für die Pachygasterine *Cardopomyia robusta* gelten, die von KERTÉSZ aus Natal beschrieben wurde und die auf Madagaskar sehr häufig zu sein scheint. Sie wurde von KEISER auch auf der Insel La Réunion gesammelt.

Ein Insekt mit sehr ausgedehntem Verbreitungsgebiet ist die kleine *Microchrysa flaviventris* Wied. Sie kommt in Südostasien, in China, Indien, auf Ceylon, Neuguinea und den Inseln bis zu den Salomonen vor. KEISER hat sie nun auch von Madagaskar und La Réunion mitgebracht.

Einem ähnlichen Reichtum wie unter den Sarginen begegnen wir auch in der Subfamilie der Pachygasterinen. Es sind einerseits Tiere von schlankem Körperbau, mit zu auffallenden Verzierungen der Beine neigenden Arten, wie die Gattungen *Lampetiopus*, *Keiseria*, *Madagascara*, *Ptilinoxus*, andererseits kleine plumpe Formen mit großen runden Köpfen und kleinen spitzen Fühlern (*Pseudoxymyia*, *Physometopon*, *Otinigera*), ferner Formen vom Typus *Lophoteles* mit mehr oder weniger lamellenförmigem Fühlerende (*Argyrobrithes*, *Leucacron*, *Arthronema*).

Stratiomyinae scheinen auch auf Madagaskar im allgemeinen nur vereinzelt vorzukommen, abgesehen von *Odontomyia limbifacies* Big. In der Sammlung KEISERS befindet sich ein prachtvolles Stück einer neuen *Odontomyia* mit dunkel stahlblauem Abdomen. Eine ähnliche Art war von DE MEIJERE 1911 aus Borneo beschrieben worden (*O. luteiceps*). *Oplodontha pulchriceps* (afrikanisch) kommt auf Madagaskar als ssp. *O. p. madagascariensis* vor.

Die Arbeit umfaßt die folgenden Gattungen, Arten und Subspezies:

### Sarginae

|                     |                               |
|---------------------|-------------------------------|
| <i>Chrysochroma</i> | <i>hovas</i> (Bigot)          |
| "                   | <i>australe</i> (Bigot)       |
| "                   | <i>ptecticoides</i> n. sp.    |
| "                   | <i>argentipellitum</i> n. sp. |
| "                   | <i>keiseri</i> n. sp.         |
| "                   | <i>vadoni</i> n. sp.          |
| "                   | <i>triste</i> n. sp.          |
| "                   | <i>laetum</i> n. sp.          |
| "                   | <i>lapidis</i> n. sp.         |
| "                   | <i>fortunatum</i> n. sp.      |
| "                   | <i>longestylum</i> n. sp.     |
| "                   | <i>latum</i> n. sp.           |
| "                   | <i>tabanoides</i> (Lind.)     |
| "                   | <i>flavomarginatum</i> Loew   |
| "                   | <i>nigricoxum</i> (Lind.)     |
| <i>Gongrosargus</i> | <i>stuckenbergi</i> (Lind.)   |
| "                   | <i>maculipennis</i> Lind.     |
| "                   | <i>niveitarsalis</i> n. sp.   |
| "                   | <i>pauliani</i> n. sp.        |
| "                   | <i>distinguendus</i> n. sp.   |
| "                   | <i>superpictus</i> n. sp.     |
| "                   | <i>univittatus</i> n. sp.     |
| "                   | <i>viridenotatus</i> n. sp.   |

- Ptecticus elongatus* Fabr.  
 „ *gracilipes* Lind.  
 „ *breviunguis* n. sp.  
*Microptecticus ambiguus* n. sp.  
*Microchrysa flaviventris* Wied.

#### Hermetiinae

- Alopecuroceras coloratum* Lind.  
*Hermetia illucens* L.

#### Clitellariinae

- Heraclina madagassica* n. sp.

#### Stratiomyinae

- Odontomyia limbifacies* Big.  
 „ *elisabethae* n. sp.  
 „ *longicornis* n. sp.  
 „ (*Catatasina*) *rufoscutellata* n. sp.  
 „ (*Catatasina*) *herbacea* n. sp.  
*Oplodontha pulchriceps madagascariensis* Lind.

#### Pachygasterinae

- Tinda indica* Walk.  
*Argyrobrithes albopilosus* (de Meijere)  
*Cardopomyia robusta* Kert.  
*Arthronema curtilamellatum* n. gen., n. sp.  
*Leucacron interruptum* n. gen., n. sp.  
*Ptilinoxus fallax* n. gen., n. sp.  
*Otionigera acuticornis* n. gen., n. sp.  
*Physometopon vesicularis* n. gen., n. sp.  
*Keiseria rubicunda* n. gen., n. sp.  
 „ *fasciata* n. gen., n. sp.  
 „ *amoena* n. gen., n. sp.  
 „ *praescutellata* n. gen., n. sp.  
*Madagascara seyrigi* Lind.  
*Lampetiopus umbrosus* Lind.  
 „ „ var. *rufipes* n. var.

#### Sarginae

##### *Chrysochroma hovas* (Bigot) 1859

Coll. Tervuren: 1 ♂, 1 ♀ von Fampanambo 1962 (J. VADON); 1 ♀ Maroantsetra IX. 1959; 1 ♀ Fort Dauphin. Coll. F. KEISER: 1 ♂, 2 ♀♀ von Maroantsetra, XII. 1957 (coll. J. VADON); 1 ♂ von Joffreville, 25. V. 1958; 1 ♀ von Soanterana-Ivongo, 7. XI. 1957.

##### *Chrysochroma australe* (Bigot) 1859

Coll. F. KEISER: 15 ♀♀ (kein ♂!) von Perinet, 1. u. 2. XII. 1957, 7. IV. 1958, 9. IV., 10. IV., 12. IV., 24. IX. 1958; Maroantsetra, XII. 1957 (coll. J. VADON), Soanterana-Ivongo, 6. XI. 1957. Coll. Tervuren: 4 ♀♀ von Fampanambo, II. 1959 (J. VADON).

Es ist sehr auffallend, daß von *Ch. australe* nur ♀♀ vorliegen, und wenn die beiden Arten *hovas* und *australe* auch zurecht bestehen dürften, so sind sie doch im einzelnen kaum mit voller Sicherheit zu trennen. Auch nach BIGOT sind bei *hovas* die p sehr

hell und die  $t_3$  offenbar ohne die dunkle Apikalfärbung, die BIGOT für *australe* anführt. Das einzige verlässliche Merkmal scheint in der Fühlerfärbung zu bestehen. Die Fühler sind bei *hovas* immer hellbraun, bei *australe* schwarz. Die Stirn hat bei *hovas* neben der Mittellängsfurche immer je einen metallisch grün schimmernden Längswulst; bei *australe* ist die Stirn ganz schwarz. Mesonotum und Schildchen sind bei *hovas* deutlich blaugrün schimmernd (bei *australe* schwarz), mit schwarzen Wärzchen und anliegender, gelblich schimmernder Behaarung. Bei *hovas* ist der Hinterrand des Schildchens an der Spitze in  $\frac{1}{3}$  der Schildchenlänge gelb; bei *australe* ist es nur  $\frac{1}{5}$ . Die Pleuren und die Sternalregion sind bei den ♂♂ von *hovas* heller als bei den ♀♀, manchmal fast ganz rot, mit violetter Schimmer, während bei *australe* fast der ganze Thorax schwarz ist. Die Größe entspricht der Angabe BIGOTS. *Ch. hovas* ist kleiner als *australe*.

*Chrysochroma ptecticoides* n. sp.

2 ♂♂, 1 ♀ von Ambato-Boeni, 22. VI. 1958, und Ranohira, 14. III. 1958 (coll. F. KEISER).

Die Art ist in Größe und allgemeiner Erscheinung *Ptecticus elongatus* sehr ähnlich. Die Untersuchung läßt aber durch das grünliche Irisieren erkennen, daß es sich um ein *Chrysochroma* handelt. Das Flügelgeäder (mit dem langen m-cu) und die kleinen Fühler, ohne den fingernagelförmigen Fortsatz, weisen das Tier in die Gattung *Chrysochroma*.

♂: gelbbraun, Kopf: Facettengröße der fast zusammenstoßenden Augen einheitlich. Stirn sehr schmal, braungelb. Stirnhöcker schwarz. Hinterkopf gelblich. Fühler klein, hellgelb; Borste bräunlich. Die Schwiele über den Fühlern und das Gesicht gelblichweiß, mit heller, nach oben gekrümmter Behaarung; Rüssel gelb; Thorax und Schildchen glänzend, chitingelb, mit kurzer, gelber, unscheinbarer, aufgerichteter Behaarung. Postscutellum stark glänzend, grün. p ganz hell chitingelb mit Ausnahme folgender Stellen des  $p_3$ : etwas mehr als das basale  $\frac{1}{3}$  der  $t_3$  ist schwarzbraun; der Tarsus des  $p_3$  ist schwarz, an der Basis des Metatarsus, besonders unterseits durch die Behaarung braun. Flügel in der Basalhälfte schwach gelblich, in der Apikalhälfte und am Hinterrand schwach grau. Randmal schmal, gelb. Abdomen chitinfarben, die letzten Tergite in der Mitte mit je einem diffus begrenzten braunen Fleck. Er ist anliegend, kurz, schwarz behaart, im Gegensatz zu der abstehenden gelben Behaarung an den Seiten.

♀: mit braungelbem Stirnstreifen, hellgelber Schwiele über den Fühlern, etwas mehr braunem Dorsum des Thorax und reduzierter, nur durch die Behaarung noch andeuteter dunkler Fleckenzeichnung des Abdomens.

11—13 mm.

Es ist naheliegend, in dieser Form *Sargus lateritius* Rond. 1864 zu vermuten. Gegen eine Identität sprechen aber die Angaben über einen schwarzen Scheitel, einen gelblichen Hinterkopf, daß die Tarsen der  $p_1$  am Ende schwarz, die Basalglieder und Apikalglieder der Hintertarsen ebenfalls schwarz sein sollen. Bei dem Stück der neuen Art sind die ganzen Hintertarsen auf der Oberseite schwarz, der Metatarsus an der Basis ganz wenig rötlichgelb, ebenso gegen das Ende zunehmend die anderen Tarsalglieder des  $p_3$ , die alle auf der Unterseite rot behaart sind.

In meiner Arbeit 1938 stellte ich 1 ♀ dieser Art, das mir damals vorlag, noch zu *Sargus flavipennis* Macq., wohl in der Annahme, daß die Flügelgefärbung beim ♂ mehr der Angabe MACQUARTS entsprechend wäre. Da nun aber beide Geschlechter vorliegen und beide keinerlei Gelbfärbung der Flügel aufweisen, kann ich mich nicht mehr zu diesem Standpunkt bekennen.

*Chrysochroma argentipellitum* n. sp.

Coll. Tervuren: 2 ♂♂ von Famponambo, II. 1959 (J. VADON); La Mandraka, II. 1944 (A. SEYRIG).



Auffallend durch die aus langen, silberigen, anliegenden Haaren bestehende Bekleidung des Abdomens, die nur von vorn und oben sichtbar ist.

♂: Kopf schwarz, Stirn und Gesichtshöcker weiß und ebenso behaart. Fühler rotgelb, mit schwarzer Borste. Ozellenhöcker und Scheitel mit weißlichen Haaren. Rüssel rotgelb. Thorax chitingelb mit spärlicher weißlicher Behaarung. Vor dem Schildchen ein großer, etwa viereckiger dunkelvioletter Fleck, der sich auch auf das Schildchen ausbreitet und von diesem nur einen breiten hellen Rand freiläßt. Postscutellum leuchtend metallisch stahlblau. p chitingelb; Tarsen allmählich heller. Basalhälfte der  $t_3$  schwarz. Flügel mit beiden Queradern und  $r_4$ , glänzend, schwach grau getrübt, an der Basis heller. Adern gelbbraun. Abdomen rotbraun, von hinten gesehen die letzten Tergite mehr oder weniger dunkelviolet. Das ganze Abdomen dorsal mit der oben angegebenen Silberbehaarung. Bauchseite glänzend braun, vorne hell, hinten fast schwarz.

8—11 mm.

*Chrysochroma keiseri* n. sp.

Synonym ? *flavipennis* Macq. nec Bigot

1 ♂ von Mtge. d'Ambre, 24. V. 1958 (coll. F. KEISER).

Ein „Nachahmer“ von *Pecticus elongatus*.

Rotbraun und braungelb, auf der Oberseite mit dem für die Sarginen typischen Irisieren und dunkler Fleckenzeichnung auf dem Abdomen. p hellgelb, ohne Zeichnung.

♂: Kopf schwarz; Augen fast ganz zusammenstoßend, Gesicht und Schwielen über den Fühlern gelb. Fühler klein, gelb, mit dunkler Borste. Rüssel braungelb. Thorax gelbbraun, die schwache Verdunklung auf dem Dorsum verstärkt sich gegen das Schildchen zu einem Dunkelviolettbraun. Das Schildchen selbst ist oben dunkel glänzend grün, unten gelbrot; das Postscutellum glänzend dunkelgrün. p ganz chitingelb; f und t etwas dunkler, die Tarsen am hellsten. Flügel an der Basis und am Vorderrand gelb, apikal und am Hinterrand violettgrau. Schwinger braungelb; Abdomen chitinfarbig, die Tergite mit großen, diffus begrenzten, schwarzen Flecken, die von kurzer, goldgelber Behaarung leicht überdeckt sind.

13 mm.

*Chrysochroma vadoni* n. sp.

1 ♀ von Fampanambo, II. 1959, J. VADON (Coll. Tervuren).

Sehr ähnlich *Chrysochroma nigricoxum* Lind., doch sind die Coxen der  $p_3$  nicht schwarz; Schildchen und Mesonotum sind bis auf die Quernaht nach vorne von violetterm Schimmer überzogen (bei *nigricoxum* schwarz!); die Fühler sind rotbraun, das 1. Glied gelblich. Der Thorax ist rotbraun, mit Ausnahme der violetten Fläche. p braungelb ( $p_2$  fehlt) mit ausgedehnter Verdunkelung des Tarsalendes der  $p_3$ , die teilweise auf schwarze Behaarung zurückzuführen ist. D nicht so langgestreckt wie bei *nigricoxum*. Abdomen mit ausgedehnter schwarzer Fleckenzeichnung; sie läßt nur an den Rändern einen gelbbraunen Saum übrig. Flügel an der Basis ganz hell, der größere apikale Teil etwas grau. Randmal gelblichbraun. Adern braun.

7 mm.

*Chrysochroma triste* n. sp.

1 ♀ von Mtge. d'Ambre, 12. V. 1958 (coll. F. KEISER).

Schwarz, nur das Mesophragma metallisch grünblau.  $R_3$  und  $R_4$  ungefähr gleich lang.

♀: Stirn schwarz, in der Mitte mit dem Doppellängswulst. Dieser glatt, die Seiten der Stirn stark geport. Über den Fühlern ein weißer Querwulst, darunter ein Querband von derselben Farbe wie das dunkelbraune Gesicht. Fühler und Borste braun-

schwarz, letztere an der Basis heller. Rüssel chitingelb. Okzipitalbehaarung nur kurz schwarz hinter dem Scheitel, im übrigen auf dem Hinterkopf weißlich. Thorax stark nadelrissig. Das Schildchen an der Spitze gelb. Hüften an der Spitze und p chitingelb. f apikal breit dunkelbraun.  $t_3$  in der Basalhälfte, besonders durch die Behaarung, fast weiß. Endhälfte des Metatarsus und die folgenden Glieder braun. Flügel grau, an der Basis heller.  $r_{2+3}$  entspringt etwas distal D. Das Randmal verhältnismäßig groß, gelb. Adern dunkelbraun. Abdomen schwarz, glänzend.

6 mm.

*Chrysochroma laetum* n. sp.

1 ♂ von Sakaraha, 13. III. 1958 (coll. F. KEISER).

Mesonotum und Schildchen rotviolett.  $r_{2+3}$  weit distal D.  $R_3$  länger als  $R_4$ . Auf-fallend ähnlich *Chrysochroma vadoni* n. sp.

♂: Augen nicht ganz zusammenstoßend. Facetten gleich groß. Stirn-, Ozellar- und Okzipitalhaare lang, nach vorne gekrümmt. Gesicht schmutzigbraun, Stirnhöcker oben weiß. Fühler rötlichbraun. Alle Glieder fast gleich lang. Borste braun. Börstchen der Basalglieder schwarz. Gesicht mit aufwärts gekrümmter Behaarung. Cerebrale weiß. Mesonotum und Schildchen rotviolett, mit spärlicher, langer, aufgerichteter Behaarung. Schulter und Notopleuralleiste weiß. Pleuren und Sterna hellbraun mit dunkleren Flecken und teilweise violetter Schimmer. Mesophragma violett. Vorderhüften gelb, Hinterhüften fast ganz schwarz. p gelblich, die Endhälften der f (auf  $f_1$  nur dorsal) braun.  $t_3$  braun, mit einem hellen Ring in der Mitte, jedoch durch weiße anliegende Behaarung fast ganz weiß. Ebenso der Metatarsus; die übrigen Tarsalglieder verdunkelt, an  $p_1$  und  $p_2$  nur die 3 letzten Tarsalglieder oben braun. Flügel fast glashell; das Randmal hellgelb;  $r_{2+3}$  nur als schwache Grenze des Randmals erkennbar. Schwinger weiß, im Leben vielleicht hellgrün. Abdomen hellbraun, glänzend, im Leben wahrscheinlich mit violetter Schimmer. Behaarung schwarz (das Stück ist leider nicht ganz ausgereift).

6 mm.

*Chrysochroma lapidis* n. sp.

1 ♂ von Joffreville am 9. V. 1958; 1 ♀ von Nossy Bé, 17. V. 1958 (coll. F. KEISER).

♂: Augen auf der Stirn zusammenstoßend. Kopf schwarz, Gesicht braun. Die beiden ersten Fühlerglieder fast gleich groß, chitingelb, schwarz beborstet. Fühlerborste distal der Basis mit 2 Börstchen. Cerebrale weiß. Körper chitingelb mit unscheinbarer rötlicher bis gelblicher Behaarung. Von der Schulter bis zur Flügelbasis eine weiße Notopleuralkante. Vor dem Schildchen ein amethystfarbener glänzender Fleck, der fast bis zur Quernaht und auch über die Mitte des Schildchens reicht. Er ist von längeren, hellen, nach hinten gerichteten Haaren bedeckt. Apikalhälfte des Schildchens hellgelb. Postscutellum glänzend metallisch blaugrün.  $p_1$  und  $p_2$  chitingelb, an  $p_3$  sind die Basalhälfte der  $t_3$  weiß, die Apikalhälfte schwarz, ebenso die Tarsen mit Ausnahme der auf-gehellten Basis des Metatarsus. Flügel farblos, mit braunen Haaren und gelbem Randmal. Abdomen rötlich chitingelb, auf dem letzten Tergit mit einem paarigen schwarz-braunen Endfleck.

♀: Fühler groß; das 1. Basalglied doppelt so lang wie das 2. — Stirn fast so breit wie ein Auge, schwarz, glänzend, stark geport, in der Mitte glatt mit einem Kiel, der längsgespalten vertieft ist. Über den Fühlern der weiße Höcker, im mittleren  $\frac{1}{3}$  grau wie das Gesicht. Behaarung des Hinterkopfes und der Stirn weißlich. Rüssel chitingelb. Der amethystfarbene Fleck auf dem Mesonotum wie beim Männchen, doch ist seine silberweiße Behaarung dichter als beim Männchen. Wie bei diesem verschwindet das Silberweiß bei Ansicht von hinten.

6,5—7 mm.

*Chrysochroma fortunatum* n. sp.

1 ♂ von NE-Madagaskar: Ambodivoangy, X. 1959 (J. VADON).

Gewisse Übereinstimmungen lassen es möglich erscheinen, daß dieses ♂ zu *Chr. latum* n. sp. gehört. Doch sind immerhin einige deutliche Unterschiede vorhanden, die vielleicht nicht nur dem gewöhnlichen Dimorphismus entsprechen, und außerdem hat das Stück durch die Behandlung offensichtlich gelitten. Die Behaarung auf dem Abdomen ist sehr stark verklebt.

♂: Augenfacetten durch eine Querlinie in große und kleine geteilt. Fühler braunrot, ein wenig kürzer als bei *latum* ♀, und die Borste an der Basis nicht so stark verdickt. Thorax hell chitin-rotgelb; nur das Mesonotum zum größten Teil ebenso wie das Schildchen violett, glänzend. Die Schultern und die Halsregion sind rotgelb. Flügel wie bei *latum*, das Randmal aber etwas schmaler und länger. p rotgelb (etwas verfärbt), nur f<sub>3</sub> in der Mitte mit einer helleren Zone und nur die Oberseite der Tarsen von p<sub>3</sub> etwas verdunkelt. Abdomen chitingelb, an den Seiten der Tergite mit je einem großen Fleck; auf den letzten Tergiten sind diese Flecken zu breiten Querstreifen verbunden; sie sind im Leben wahrscheinlich glänzend metallisch grün oder violett. Bauchseite hell braun-gelb, nur das Ende verdunkelt.

6 mm.

*Chrysochroma longestylum* n. sp.

2 ♂♂ von Ahitsitondrona, XII. 1949 (coll. J. VADON).

♂: Kopf schwarz; Gesicht braun; Stirnhöcker sehr klein, im oberen Teil weiß. Okzipitalbehaarung gelblich, lang über das Ozellardreieck gebogen. Cerebrale weiß. Fühler klein und schmal, braun, mit langer Borste. Das Komplexglied kleiner als die beiden Basalglieder zusammen. Mesonotum und Schildchen smaragdgrün, mit etwas anliegender golden glänzender Behaarung, besonders in der Scutellardepression. Schulter und Postalarschwiele braun. Pleuren glänzend dunkelbraun, besonders die Mesopleura und die Sternalregion. Diese etwas silberig behaart. p chitingelb, nur t<sub>3</sub> an der Basis braun. Flügel schwach braun getrübt. Adern braun; R<sub>3</sub> viel länger als R<sub>4</sub>. r<sub>2+3</sub> entspringt distal dem Ende von D. Schwinger gelb. Abdomen chitingelb. Auf den vorderen Tergiten bilden die schmalen braunen Seitenflecken einen Saum. Die 2 hinteren Tergite sind fast ganz braun, bis auf einen schmalen Saum, wenigstens auf dem vorletzten Tergit.

8—10 mm.

*Chrysochroma latum* n. sp.

1 ♀ von Fort Dauphin (coll. A. SEYRIG).

Durch den breiten Körperbau, das breite und kurze Abdomen ähnelt die Art einer großen *Microchrysa*. Der wohlentwickelte Längskiel der Stirn und der stark entwickelte helle Höcker über dem Fühleransatz schließen die Einreihung in die Gattung *Sargus* aus. Bei *Microchrysa* ♀ ist die Stirn nie durch einen Kiel, sondern immer nur durch eine Längsfurche geteilt, und anstelle des Höckers über dem Fühler befindet sich das „helle Bändchen“. Da das Ozellardreieck nicht gleichseitig, sondern etwas gleichschenkelig ist, steht diese Form der Gattung *Sargus* näher.

♀: Kopf schwarz. Stirn an den Seiten mit starken Poren, in der Mitte mit einem Längskiel, unten mit einem stark entwickelten hellen Höcker, der oben abgeflacht ist. Orbiten schwach entwickelt, besonders oben mit weißen Haaren. Auch die Behaarung der Stirn kurz und hell. Fühler samt der Basis der Borste braunrot; die Borste schwarz. Rüssel hellbraun. Mesonotum und Schildchen glänzend, metallisch grün, mit weißlicher Behaarung. Mesophragma glänzend grünblau. Notopleuralleiste weißlich. Pleural- und Sternalregion glänzend schwarzbraun. f mit Ausnahme des Distalendes schwarzbraun. t rötlichgelb mit weißer Behaarung. Außerdem ist die Oberseite der t<sub>1</sub> und t<sub>2</sub> auch in der Grundfarbe ganz hell, ebenso wie eine Zone in der Mitte der t<sub>3</sub>. Tarsen der p<sub>1</sub> und



$p_2$  fast weiß, die Endtarsalglieder oberseits mit schwarzer Behaarung. Die Tarsen der  $p_3$  oben schwarz mit hellen Einschnitten und heller, glänzender Behaarung. Flügel farblos, mit braunen Adern und gelbem Randmal.  $m_3$  erreicht den Rand nicht. Schwinger rötlichbraun. Abdomen dunkelviolett mit grünen Reflexen. Behaarung weißlich und besonders an den Hinterrändern länger.

6 mm.

*Chrysochroma tabanoides* (Lind.) (1936)

1 ♀ von Maroantsetra, XII. 1957, 1 ♂ von Perinet, 25. XI. 1958 (coll. F. KEISER).

Ich beschrieb irrtümlich diese Art 1936 als eine *Odontomyia* nur nach dem männlichen Geschlecht. Heute liegt das ♀ vor, das deutlich erkennen läßt, daß es sich um ein *Chrysochroma* handelt. Seine schwarze Stirn zeigt die für *Chrysochroma* typische Struktur, dazu über den Fühlern die vortretende Schwielen, die am Augenrand den charakteristischen weißen Fleck trägt. Die Fühler sind doppelt so groß wie beim ♂. Die etwas aufgerichtete, glänzende Behaarung des Mesonotums, besonders vor dem Schildchen, ist aber etwas dichter als beim ♂. Der dunkle Basalfleck des Schildchens ist kürzer, läßt somit den größeren hellen apikalen Teil (im Leben offensichtlich grün) stärker hervortreten. Das rotbraune, spärlich schwarz behaarte Abdomen trägt an den Seiten der beiden ersten Tergite in beiden Geschlechtern einen schwarzen Fleck.

*Chrysochroma flavomarginatum* Loew 1856

1 große Serie von Joffreville, 8.–25. V. 1958, von Mtge. d'Ambre, 12. V. 1958, von Perinet 1000 m, 20. XI. 1957, Perinet, 10. IV. 1958, von Ambodivoangy, 23. XI. 1957 (coll. F. KEISER) und Maroantsetra (coll. J. VADON).

*Chrysochroma nigriceum* (Lind.) 1935

2 ♂♂, 3 ♀♀ von Mandraka, II. 1944 (A. SEYRIG).

Auch der Typus (Mus. Stuttgart) stammt von A. SEYRIG von Ambositra, II. 1934.

1 ♀ von Mtge. d'Ambre, 12. V. 1958 (coll. F. KEISER).

Ich hatte die Art irrtümlich zu *Microchrysa* gestellt. Es liegt keine Veranlassung dazu vor. Verglichen mit dem Typus.

Ich betrachte die ♀♀ von Mandraka als zu der Art gehörig, vor allem, weil sie mit den ♂♂ zusammen gefunden wurden und weil gewisse Merkmale übereinstimmend sind. Freilich war ich zunächst versucht, in diesen ♀♀ eine andere Art zu sehen, da die Fühler größer und schwarzbraun sind und das Mesonotum ganz schwarz ohne den violetten Schmuckfleck vor bzw. auf dem Schildchen ist. Dazu ist die Schwarzfärbung des Mesonotums auch auf das Schildchen ausgedehnt. Wie das Stück von Mtge. d'Ambre zeigt, kann die Schwarzfärbung der Hüfte von  $p_3$  fehlen; sie ist dabei auf den Trochanter verlagert.

*Gongrosargus stuckenbergi* Lind. (1958)

1 ♂ von Famponambo, X. 1961 (coll. J. VADON).

Das noch unbekannte ♀ dürfte mit dem „*Ptecticus*-Fühler“ ausgerüstet sein (siehe *Gongrosargus maculipennis* Lind.).

*Gongrosargus maculipennis* (Lind.) (1958)

Synonym: *imitans* Lind. ♀ (1958).

2 ♂♂, 1 ♀ von Famponambo, II. 1961, und 2 ♂♂, III. 1961, sowie 1 ♂, 1 ♀ von Ambodivoangy, X. 1961 (coll. J. VADON), 1 ♂ von Ahitsitondrona, XI. 1949 (coll. J. VADON).

In meiner Arbeit 1958 errichtete ich das Genus *Gongrosargus* für Formen, welchen  $r-cu_1$  fehlt, die sich aber durch den *Sargus*-Fühler von *Gongrosus* End. (mit *Ptecticus*-

Fühler) unterscheiden. ENDERLEIN gründete dieses Genus 1914 für einige orientalische Arten, die ihm offenbar in beiden Geschlechtern vorgelegen hatten.

1936 beschrieb ich von Madagaskar den *Ptecticus maculipennis* nach einem ♀. Diese Art müßte nach dem Fühlerbau zu *Gongrosus* gestellt werden. Nunmehr liegt mir aber eine Serie dieser Art vor, aus der zu ersehen ist, daß alle ♀♀ den „*Ptecticus*-Fühler“, alle ♂♂ den *Sargus*-Fühler tragen. Das trifft wahrscheinlich auch für alle anderen Arten von Madagaskar zu, die durch das Merkmal des Fehlens von  $r-cu_1$  ausgezeichnet sind.

*Gongrosargus* Lind. wäre somit für alle Arten von *Gongrosus* abzutrennen, die ohne  $r-cu_1$  sind, im männlichen Geschlecht den „*Sargus*“- , im weiblichen den „*Ptecticus*“-Fühler aufweisen. Dieser Dimorphismus kommt wahrscheinlich nur bei diesen madagassischen Formen vor, denn ENDERLEIN hatten beide Geschlechter seiner orientalischen Arten vorgelegen, und er erwähnt nur den nahen Zusammenhang mit *Ptecticus*. Ich hatte 1958 noch *Gongrosargus imitans*-♀ beschrieben, hatte einen Dimorphismus, wie er nun tatsächlich entdeckt werden konnte, für unmöglich gehalten.

Der Fühler von *Ptecticus* ist bekanntlich durch den „fingerförmigen Fortsatz“ des 2. Fühlergliedes ausgezeichnet, der dem Komplexglied auf der Innenseite als Stützapparat anliegt. Er hat bei *Gongrosargus* eine Vervollkommnung erfahren. Der ♀-Fühler ist bei diesen Arten sehr groß; das Komplexglied sitzt nur auf einem dünnen Stiel und bedarf daher nicht nur der von *Ptecticus* bekannten Stütze auf der Innenseite des Fühlers, sondern einer ähnlichen außerdem auf der Außenseite. Der schwere, kompakte Komplex wird so von einer Gabel getragen, deren äußere Zinke in einer mehr oder weniger tiefen Furche dem Ganzen noch größeren Halt gewährt (siehe Abb. 1!).

### *Gongrosargus niveitarsalis* n. sp.

1 ♀ von Fort Dauphin (coll. A. SEYRIG).

♀: Gesicht hell gelblich, mit weißlicher Behaarung; Stirn schwärzlich, Hinterkopf schwarz, mit kurzer silberiger Behaarung; ein größerer heller Fleck am Scheitel hinter dem Ozellenhöcker. Fühler groß, bräunlichgelb, die Basalglieder mit schwarzen Börstchen. Mesonotum chitingelb mit 2 schwach bräunlichen Längsstreifen, die sich vor dem Schildchen verdichten und mit einem metallisch dunkelblauen Fleck auf der Basalhälfte des Schildchens enden. Postscutellum metallisch glänzend grünschwarz, mit langer heller Behaarung. Thoraxbehaarung hell.  $p_1$  und  $p_2$  chitingelb mit hellgelben, fast weißen Tarsen.  $f_3$  rotgelb,  $t_3$  und Basalhälfte des Metatarsus schwarz, der Rest schneeweiß. Flügel fast farblos, apikal und am Hinterrand schwach grau getrübt. Schwinger grau, im Leben wohl grün; Stiel heller. Abdomen chitinfarben, mit schwacher, brauner Fleckenzeichnung; auf den letzten Tergiten tritt sie stärker hervor.

11 mm.

### *Gongrosargus pauliani* n. sp. (Abb. 1)

1 ♀ von Famponambo, X. 1961 (coll. J. VADON).

Wie *Gongrosargus distinguendus* eine ebenfalls fast 20 mm große Art; beide sehen sich auch sonst sehr ähnlich, unterscheiden sich aber nicht nur durch etwas andere Zeichnung, sondern z. B. im weiblichen Geschlecht durch andere Stirnbildung.

♀: Kopf gelb (im Leben wohl teilweise grün), Hinterkopf nur an den Seiten schwarz. Die bei *distinguendus* so markante Längsfurche der Stirn fehlt; sie ist nur angedeutet durch 2 schwache, kurze Längsfurchen über dem Quereindruck. Im oberen Teil sind die Seiten der Stirn rostgelb. Gesichtshöcker weißlich, mit weißlicher Behaarung. Fühler hellbraun, Fühlerborste und die Beborstung der Basalglieder rötlichgelb. Thorax mit 3 breiten braunen Längsstreifen, deren mittlerer heller ist und nur bis zum Schildchen reicht. Die seitlichen, an der Quernaht unterbrochen, sind hinter der Quernaht am dunkelsten. Schildchen ganz hellgrün. Pleuren und Sterna hellgrün,

braun gefleckt. Flügel mit  $r_4$  und  $r-m$ . Adern braun. Flügel etwas bräunlichgelb, glänzend. Schwinger apfelgrün.  $p$  chitingelb, basal etwas dunkler; die Tarsen hell, die Endtarsen von  $p_3$  fast weiß. Abdomen hellgrün, mit 4 großen breiten Querstreifen, von welchen die beiden apikalen fast die ganzen Tergite einnehmen. Behaarung schwarz, an den Seiten der grünlichen Hinterränder weiß, glänzend, am Hinterrand des letzten Tergites rötlich. Bauchseite ganz hell, im Leben wohl grün.

20 mm.

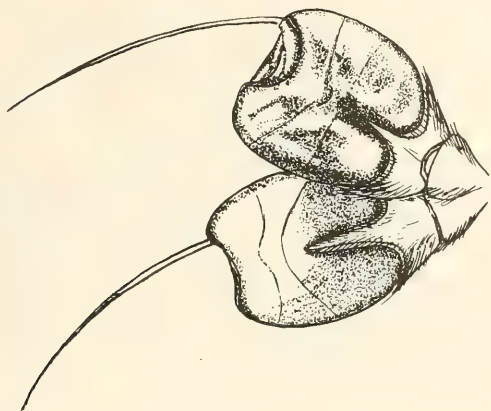


Abb. 1. *Gongrosargus pauliani* n. sp., ♀ Fühler etwas von links unten.  
Oben linker Fühler von außen, unten rechter Fühler von innen.

Ich benenne diese schöne Art zu Ehren von Dr. R. M. A. PAULIAN, der sich um die Erforschung und Erhaltung der Fauna Madagaskars größte Verdienste erworben hat.

### *Gongrosargus distinguendus* n. sp.

1 ♀ von Andranofotsy, 12. VII. 1937; 1 ♂, 1 ♀ von Maroantsetra, 1962 (coll. J. VADON).

Eine ebenfalls große *Ptecticus*-ähnliche Art von 18,5 mm. Grün und schwarz gezeichnet.

♀: Kopf schwarz mit einem gelblichen breiten Streifen vom Ozellenhöcker bis zum Cerebrale. Stirn grünlich, über der Querfurche schwarz, mit einer Längsfurche, deren Seitenränder aufgewölbt und an ihrem Scheitel wie poliert, an den Seiten geport sind. Gesicht hell, um den Mundrand gebräunt. Rüssel ockerfarben. Fühler mit Borste braunschwarz. Thorax und Schildchen grün, mit sehr ausgedehnter dunkler Zeichnung: 3 breiten braunschwarzen Längsstreifen. Der mittlere geht bis zur Mitte des grünen Schildchens und nimmt dessen Basalhälfte ein. Die Seitenstreifen sind an der Naht unterbrochen. Pleuren grün, mit brauner Fleckenzeichnung, einem großen glänzend-schwarzen Fleck hinter dem Prothorakalstigma. Behaarung auf dem Dorsum schwarz, auf den Pleuren länger, weißlich. Hüften zum Teil grün.  $p$  braun, die Tarsen apikal aufgeheilt.  $p_3$  dunkelbraun, auch der Metatarsus fast bis zum Ende; die übrigen Tarsalglieder fast weiß. Flügel mit  $r_4$  und  $r-m$ , leicht gebräunt, die Adern braun. Schwinger apfelgrün. Abdomen größtenteils von braunschwarzen Querflecken eingenommen. Seitenränder und Einschnitte an den Seiten hellgrün. Hinterränder der Tergite ziemlich breit, hell, im Leben wahrscheinlich grün. Bauchseite hell, die 2 hinteren Sternite jedoch von den schwarzen Flecken fast ganz eingenommen.

18,5 mm.

Typus durch Käferfraß defekt.



♂: Stirn nur so breit wie der Ozellenhöcker, ohne die Skulptur beim ♀, hellgrün, mit einer seichten Querfurche in der Mitte. Der Ozellenhöcker mit langer, schwarzer, aufrechtstehender Behaarung; sie ist länger als die Stirnbreite. Fühler braun (*Sargus*-Typus) mit heller Behaarung. Hintermetatarsus etwas ausgedehnter schwarz. Alles übrige mit dem ♀ übereinstimmend.

*Gongrosargus superpictus* n. sp.

2 ♂♂ von Famponambo, NE-Madagaskar, I. 1959 (coll. J. VADON).

Ausgezeichnet durch dunkle Zeichnung des Dorsums und die helle Unterseite.

♂: Kopf schwarz. Augen über dem weißlichgelben Gesichtshöcker kaum zusammenstoßend. Dieser lang, abstehend weißlich behaart. Scheitel hinter dem Stirndreieck gelb. Fühler gelb; Fühlerborste und Behaarung des 2. Gliedes schwarz. Rüssel gelblich. Cerebrale weiß. Thorax chitingelb, Mesonotum mit 3 breiten, fast zusammenfließenden, metallisch glänzenden, schwarzgrünen Längsstreifen. Die seitlichen sind an der Naht kaum unterbrochen, der mittlere geht noch bis zur Mitte des Schildchens. Sternalregion in der Mitte schwarz. Postscutellum metallisch glänzend dunkelgrün. p chitingelb, t<sub>3</sub> mit Ausnahme der rötlichgelben Basis sowie die reichliche Basalhälfte des Metatarsus schwarz; der Rest des Metatarsus und die folgenden Glieder weiß. Flügel mit braunen Adern, in der Apikalhälfte grau getrübt, in der Basalhälfte durchsichtig, hell, gelblich. Postscutellum metallisch glänzend dunkelgrün. Abdomen mit 4 großen, dunkel violett-schwarzen Quersflecken, die fast die Seitenränder erreichen und diffus gerändert sind. Schwinger gelb, mit dunklem Knopf.

11—15 mm.

*Gongrosargus univittatus* n. sp.

1 ♀ von Famponambo, 1962; 1 ♀ von Famponambo, I. 1959 (coll. J. VADON).

Mit dem typischen großen Fühler des Weibchens dieser Gattung.

♀: Kopf gelb, nur die Seiten des Hinterkopfes schwarz. Behaarung hell, hinter dem Ozellenhöcker lang. Komplexglied braun, mit dem langen fingerförmigen Fortsatz des 2. Gliedes; Basalglieder gelb. Thorax und Schildchen chitingelb. Mesonotum mit einem breiten schwarzen Längsstreifen. p<sub>1</sub> gelb. Die Tarsalglieder von der Spitze des Metatarsus an mehr oder weniger braun mit teilweise schwarzer Behaarung. An p<sub>2</sub> nur die 3 letzten Tarsalglieder etwas verdunkelt; t<sub>3</sub> mit Ausnahme der Basis gebräunt. Der Metatarsus in der Basalhälfte braun; das Übrige samt den Tarsen schwarz. Abdomen rötlichbraun mit schwarzen Quersflecken der Tergite, wenigstens des ersten und der letzten. Behaarung anliegend, an den Rändern abstehend, rötlich.

11 mm.

*Gongrosargus viridenotatus* n. sp.

1 ♀ von Soanierana-Ivongo, 10. XI. 1957 (coll. F. KEISER).

Eine rostgelbe, hellgrün gezeichnete Art mit gelben Flügeln und dunklem, schwarz-violetttem Abdomen. 3. Fühlerglied sehr groß.

♀: gelbbraun. Stirn  $\frac{1}{5}$  so breit wie der Kopf, hellbraun, glänzend mit einem längsgespaltene Längswulst. Stirnhöcker schwarz. Gesichtsschwiele schwach hellgelb. Fühler hellbraun, groß, das Komplexglied so lang wie die Stirn breit, fingerförmiger Fortsatz des 2. Fühlergliedes auf der Außenseite des Komplexgliedes  $\frac{1}{3}$  so lang wie dieses. Thorax hellbraun mit unscheinbarer, goldgelber, aufrecht stehender Behaarung. Über der Schulter, über und unter der Notopleuralnaht, vor der Flügelbasis, die Postalarschwiele und das Schildchen (bis auf einen schmalen braunen Saum) hellgrün. Das Übrige des Thorax ist hellbraun, auf dem Dorsum mit einer schwachen Streifenzeichnung. Auf der Mesopleura ein großer, diffus begrenzter violett-schwarzer Fleck. Flügel und der größte Teil der Adern gelb, gegen den Hinterrand schwach grau. Schwinger grün. p gelbbraun, die Tarsen braungelb, hell. Abdomen mit schwarz-violetten Flecken

auf den Tergiten und ebensolcher Ventralseite. Es bleibt somit nur ein schmaler gelber Seitenrand, der an den Segmentgrenzen nach innen erweitert ist.  
13 mm.

*Ptecticus elongatus* Fabr. (1787)

Von zahlreichen Orten der Insel (coll. F. KEISER und J. VADON).

Die Tiere der Insel unterscheiden sich nicht von solchen des afrikanischen Festlandes.

*Ptecticus gracilipes* Lind. (1936)

1 ♀ von Perinet, 5. XII. 1957 (coll. F. KEISER).

Der Typus befindet sich im Museum Stuttgart.

*Ptecticus breviunguis* n. sp.

3 ♂♂ von Famponambo, I. 1959 (coll. J. VADON).

Vom Habitus des *Pt. elongatus*, doch ausgezeichnet durch den kurzen „fingerförmigen Fortsatz“ des 2. Fühlergliedes, der Zweifel darüber aufkommen lassen könnte, ob es sich um einen *Ptecticus* oder einen *Sargus* (*Chrysochroma*) handelt.

♂: Hinterkopf schwarz; Stirn und der Fleck hinter dem Scheitel hellgelb, schwarz behaart. Augen über der weißen Stirnblase fast zusammenstoßend. Fühler rötlichgelb, mit bräunlicher Borste und rötlichen Börstchen der Basalglieder. Thorax chitingelb, auf dem Dorsum wie das Schildchen hauptsächlich durch die kurze schwarze Behaarung verdunkelt. p bräunlichgelb; die letzten 4 Tarsalglieder von p<sub>1</sub> und p<sub>2</sub> schwarz und ebenso behaart. Der Metatarsus und das 2. Tarsalglied von p<sub>2</sub> größtenteils hell behaart. t<sub>3</sub> schwarz, ebenso der Metatarsus bis auf das letzte 1/5. Dieses und die folgenden Glieder weißlichgelb. Abdomen mit breiten schwarzen Querbinden im Vorderteil der Tergite, wenigstens der letzten. Genitalapparat kurz, mit schwarzer Behaarung.

12,5 mm.

*Microptecticus ambiguus* n. sp.

1 ♀ von Mtge. d'Ambre, 26. V. 1958 (coll. F. KEISER).

Der Fortsatz am 2. Fühlerglied ist stärker entwickelt als bei dem Gattungstypus *M. dimidiatus* Lind. Leider liegt nur das 1 ♀, kein ♂ vor. Dies wäre wünschenswert, um über die Gattungszugehörigkeit der Art endgültig zu entscheiden.

♀: Kopf schwarz; Mittelleiste der Stirn breit, aber nur wenig gewölbt. Stirn mit parallelen Rändern, etwas breiter als 1/5 der Kopfbreite. Gesichtshöcker über den Fühlern weiß, in der Mitte geteilt durch einen Zwischenraum von derselben trüben grauen Farbe wie das Gesicht. Fühlerbasalglieder gleich lang, das 3. Glied größer, oval, außen dunkel, innen hellbraun; Fühlerborste dunkelbraun. Taster groß, rund, weiß; Rüssel hell gelblich. Cerebrale weiß. Thorax chitingelb, glänzend, mit unscheinbarer heller Behaarung; auf dem Mesonotum vor der Quernaht mit dunkler Behaarung. p chitingelb. p<sub>1</sub> an den Endtarsen nur mit geringer Verdunkelung durch schwarze Behaarung. p<sub>2</sub> ähnlich, aber t<sub>2</sub> in der Basalhälfte dunkelbraun. t<sub>3</sub> und die Tarsen von p<sub>3</sub> braun. Flügel im größeren Endteil etwas graulich, an der Basis hell. Randmal gelb, schmal. R<sub>3</sub> wesentlich größer als R<sub>4</sub>. r-m und m-cu<sub>1</sub> vorhanden. Abdomen hell, chitinbraun, mit dunkelbraunen paarigen Flecken, besonders auf dem 1. und den letzten Tergiten. Das 5. Tergit fast schwarz, nur noch mit gelben Rändern.

6 mm.

*Microchrysa flaviventris* (Wied.) (1824)

2 ♂♂ von Antalaha, 4. V. und 28. IV. 1958; 1 ♀ von Andranofotsy, 1. V. 1958; sowie 1 ♂, 2 ♀♀ von La Réunion, Port, 29. X. 1958 (coll. F. KEISER).

Das weite Verbreitungsgebiet der Art (Indien, China, Ceylon, Malaya, südlich bis zu den Salomonen) ist durch diese Funde erheblich erweitert.

## Hermetiinae

*Alopecuroceras coloratum* Lind. (1936)

3 ♀♀ von Ambodivoangy und Famponambo, III.–VII. 1961 und 1962 (coll. J. VADON).

Ich beschrieb diese auffallende Art 1936 noch als Clitellariine, JAMES hat sie aber zu Recht zu den Hermetiinae gestellt. Typus im Stuttgarter Museum.

*Hermetia illucens* L. (1758)

In der Coll. F. KEISER zahlreiche Stücke von Maroantsetra; XII. 1957 (J. VADON), und von Tananarive, 21. III. 1958, Antsirabe, 13. I. 1958, 28. IV. 1958, 1. XI. 1958, 24. X. 1958, 29. X. 1957, 31. X. 1957.

Coll. Tervuren: Maroantsetra, 1962 (coll. J. VADON), und Ambodivoangy, VII. 1961 (coll. J. VADON).

## Clitellariinae

*Heraclina madagassica* n. sp.

1 ♀ von Bekily, IV. 1942 (coll. A. SEYRIG).

Die Gattung *Heraclina* Lind. wurde 1937/38 für 2 Arten der Palaearktis errichtet, die sich von *Oxycera* durch das Fehlen von  $r_4$  und das große Randmal sowie die kurze und breite  $R_4$  unterschieden. An dem vorliegenden Stück aus Madagaskar sind leider nur die beiden ersten Fühlerglieder erhalten. Nach dem Flügelgeäder kann die Art aber vorläufig zu *Heraclina* gestellt werden. An der nahen Verwandtschaft mit *Oxycera* ist nicht zu zweifeln.

♀: schwarz. Stirn von der Mitte an mit je einem gelben Seitenstreifen am Auge, der sich unterhalb der Fühler auf dem Gesicht etwas verbreitert fortsetzt und wie dieser Teil in seinem unteren Teil silberig behaart ist. Orbiten stark entwickelt und oben mit einer scharfen Kante, schwarz, in der unteren Hälfte weißgelb mit silberiger Behaarung. Die oberste Ecke am Scheitel in geringem Umfang gelb. Thorax glänzend schwarz, das Mesonotum unbedeutend weißlich behaart. Schildchen an der Basis schwarz, am Rande breit gelb, einschließlich der Dorne. Nur an der Spitze sind diese dunkelbraun. Stigma der Propleuren und der Raum bis zur Längsnaht gelb; ein großer schwarzer Fleck zieht unterhalb der Naht auf der Mesopleura nach unten und ist silberweiß behaart. p ganz gelb. Flügel farblos, nur die Adern an der Basis und am Vorder- und Rand dunkelbraun, die übrigen farblos und schwach. Randmal gelb, an der Basis braun. Schwinger hellgrün. Abdomen schwarz, glänzend; nur ein schmaler Saum des Hinterendes des letzten Tergits gelb.

6 mm.

## Stratiomyinae

*Odontomyia limbifacies* Big. (1859)

4 ♂♂, 3 ♀♀ von Ambalavao, 25. I. 1958; Tananarive, 17. IV. 1958, und Vohi-parara, 13. IX. 1958 (coll. F. KEISER).

Die Art steht *bipunctata* sehr nahe. Die beiden Flecken („Punkte“), die zur Namensgebung *bipunctata* Anlaß gegeben haben, fehlen bei *limbifacies*. Die Zeichnung auf dem Abdomen ist bei ihr ausgedehnter; beim ♀ von *bipunctata* ist davon kaum noch etwas vorhanden, während bei *limbifacies* die charakteristische *Odontomyia*-Zeichnung über die drei ersten Tergite geht. BIGOT hat nur das ♀ von *limbifacies* beschrieben.

13 mm (die Größe ist etwas beträchtlicher als bei *bipunctata*).

*Odontomyia elisabethae* n. sp. (Abb. 2)

1 ♀ von Ranohira, 5. III. 1958 (coll. F. KEISER).

DE MEIJERE beschrieb 1911 (Tijdschr. voor Ent. L IV, S. 267) eine schöne Art *O. luteiceps*, von Borneo, die zweifellos der vorliegenden von Madagaskar sehr nahe-



steht, sich von ihr aber in vielen Punkten deutlich unterscheidet. So ist bei der neuen Art der Flügel nur an der äußersten Basis gebräunt (bei *luteiceps* ist er „an der Vorderandhälfte bis zur Spitze der D schwarzbraun“). Der schwarze Thorax der neuen Art trägt 4 breite Silberhaargestreifen; das Schildchen ist dunkel kastanienbraun und hat nicht schwarze, sondern in der Basalhälfte braunrote, apikal schwarze Dorne usw.

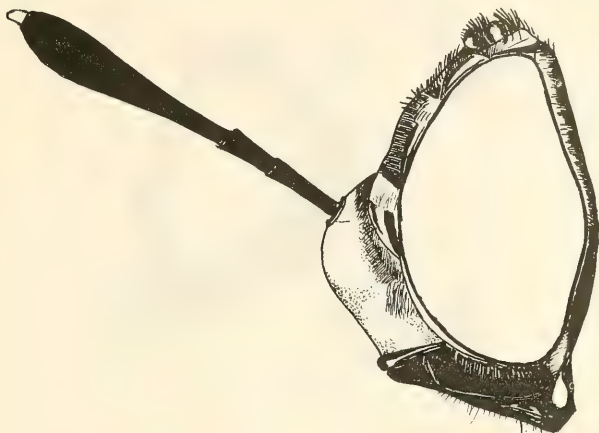


Abb. 2. *Odontomyia elisabethae* n. sp., Kopfprofil.

♀: Kopf doppelt so hoch wie lang und doppelt so breit wie hoch. Stirn so breit wie ein Auge, glänzend schwarz mit einem längsgespaltenen Mittelkiel. Die Seitenteile werden durch eine breite Querfurche in 2 glänzende Schwielen geteilt, deren untere ganz unbehaart, die obere nur spärlich behaart ist. Übrige Stirnbehaarung schwarz. Neben der Fühlerbasis am Augenrand und unterhalb auf den Wangen je 1 Silberhaarfleckchen. Auch in der Querfurche der Stirn jederseits am Augenrand ein kleineres Silberhaarfleckchen. Hinterkopf schwarz, am Scheitel braunrot. Augenhinterrand oben mit anliegender Silberbehaarung. Fühler so lang wie der Kopf, schwarz, nur das Endglied der Geißel hellgelb. 1. Basalglied etwa 5mal so lang wie am Ende breit; 2. Basalglied etwas kürzer und wenig über doppelt so lang wie breit. Komplexglied gegen das Ende keulig und etwas lamellenförmig verbreitert. Der kurze, gelbe Endgriffel kontrastiert lebhaft mit dem schwarzen Komplexglied. Clypeus gelb, Wangen und Mundrand kastanienbraun. Mesonotum schwarz, ein Mittelstreifen ohne Behaarung verbreitert sich bis zum Schildchen. 4 breite Silberhaargestreifen gehen von vorne bis zum Schildchen; alle Haare stehen auf kleinen schwarzen Perlen. In dem Raum zwischen dem Seitenstreifen und der Notopleuralnaht ist die nach oben etwas angelegte Behaarung leuchtend kupferrot. Postalarregion und Hinterrand des Schildchens kastanienbraun. Dorne siehe oben! Pleuren rotbraun mit kupferroter Sternalregion, mit anliegender Silberbehaarung. p braunrot, an manchen Stellen dunkelbraun.  $t_1$  apikal verdickt, auf der Mitte der Außenkante mit einem Fleck anliegender Silberhaare. Der Metatarsus verdickt, die übrigen Glieder verbreitert.  $t_2$  in der Mitte verbreitert und auf der Mitte ebenfalls mit einem dichten Streifen anliegender Silberhaare.  $t_3$  nur schwach silberig und teilweise rötlich schimmernd behaart. Die Metatarsen an  $p_1$  und  $p_2$  schlank, die übrigen Tarsalglieder etwas verbreitert. Flügel glashell, nur an der äußersten Basis dunkelbraun. Randmal dunkelbraun und ebenso das gleich große, davor liegende Ende der Sc.  $r_4$  vorhanden,  $m_1$  kurz nach der stummelförmigen Basis unterbrochen.  $m_3$  nur stummelförmig. Färbung der Adern gelb, in der Basalhälfte des Flügels braun. Schwinger apfelgrün. Oberseite des Abdomens stahlblau, Unterseite rotgelb. Die schmale Seitenkante

des Abdomens, ein breiter Seitenstreifen des 3. Tergits und ein größerer quadratischer Seitenfleck des 2. Tergits gelb, im Leben vielleicht grün.

12 mm.

Ich benenne diese prachtvolle Art zu Ehren von Frau ELISABETH KEISER, die auch auf der Reise auf Madagaskar in treuer Kameradschaft mit ihrem Gatten gearbeitet hat.



Abb. 3. *Odontomyia rufoscutellata* n. sp., ♀ Kopfprofil.

*Odontomyia (Catatasina) rufoscutellata* n. sp. (Abb. 3)

1 ♀ von Ranomafana, 21. I. 1958 (coll. F. KEISER).

Die Art ist nach dem Flügelgeäder in das Subgenus *Catatasina* einzureihen, doch ist zu berücksichtigen, daß auch bei dieser Art  $m_1$  nur an der Basis stummelförmig entwickelt, dann aber völlig erloschen ist.  $m_3$  und  $r_4$  fehlen. Die Reduktion der  $m_1$  scheint für viele madagassische Formen von *Odontomyia* typisch zu sein.

♀: Schwarz. Stirn von  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, glänzend, mit der Längsfurche und einer breiten, seichten Querfurche; sie teilen die Stirn in die 4 gewöhnlich vorhandenen Schwielen. An den Augenrändern, die auf Stirn und Gesicht üblichen 3 Paare von Silberhaarflecken. Das Epistom ist ziemlich stark gekielt; seine Seiten und die Wangen mit wenig dichter, anliegender Silberbehaarung. Der Augenhinterrand ist schmal und anliegend silberig behaart. Fühler schwarz, etwas über der Profilmitte. 1. Basalglied etwa 4mal so lang wie am Ende breit; 2. Basalglied  $\frac{3}{4}$  so lang wie das 1. Dieses ist glänzend schwarz, das 2. gleich dem drehrunden dicken Komplexglied braungrau bestäubt. Das Endglied ist kurz, seitlich zusammengedrückt. Thorax schwarz mit anliegender silberiger Behaarung, die auf dem Mesonotum 4 ziemlich breite Längsstreifen bildet; sie sind vorne und hinten miteinander schmal verbunden. Schildchen kastanienbraun mit breitem silberigem Haarsaum und 2 kleinen gelben Dörnchen.  $p_1$  schwarz mit spärlicher silberiger Behaarung und gelben Tarsen.  $t_1$  apikal etwas verdickt. Flügel etwas bräunlich getrübt. Randmal dunkelbraun wie die starken Adern. Geäder siehe oben! Abdomen schwarz, mit 3 Paaren von Silberhaarflecken in den Hinterrandwinkeln der Tergite 2, 3 und 4. Übrige Behaarung kurz, anliegend, schwarz.

6,5 mm.

*Odontomyia (Catatasina) herbacea* n. sp. (Abb. 4)

1 ♀ von Fort Dauphin, 15. II. 1958 (coll. F. KEISER), und 1 ♀ von Mandritsara, II. 1950, sowie 1 ♀ von Ambodivoangy, X. 1961 (coll. J. VADON).

Bei dieser Art ist das Flügelgeäder völlig dem von *Catatasina* entsprechend, d. h.  $m_1$  ist gut entwickelt, c geht über  $r_5$  ein Stück hinaus und  $r_4$  fehlt.

♀: Kopf fast so lang wie hoch, zweimal so breit wie hoch, grün, mit schwarzer Zeichnung. Sie besteht aus einem Querband, das über den Ocellarhöcker verläuft und

aus zwei Paaren von Flecken jederseits des Augenrandes; der obere Fleck liegt auf der unteren Schwiele, der untere seitlich am Epistom. Dieses ist in der Mitte ziemlich stark gekielt; über dem unteren Fleck ein unscheinbares Silberhaarfleckchen; übrige Behaarung kurz, hell und wenig auffallend. Stirn mit tiefer Längsfurche. Hinterkopf und Augenhinterrand hellgrün. Rüssel schwarz. Fühler über der Profilmitte, rötlich,

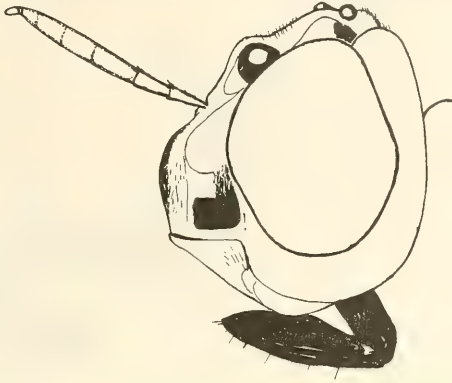


Abb. 4. *Odontomyia herbacea* n. sp., ♀ Kopfprofil.

apikal gebräunt. Erstes Basalglied zweimal so lang wie am Ende breit, 2. Glied wenig kürzer. Komplexglied drehrund; Endglied kurz. Mesonotum schwarz mit anliegender goldfarbener Behaarung. Postalarcallus und Schildchen grün; dieses mit zwei kleinen gelben Dörnchen. Pleuren und Sterna grün, mit silberiger Behaarung. p chitingelb,  $f_2$  und  $f_3$  mit präapikalen braunen Ringen. Flügel farblos mit gelben Adern. Schwinger apfelgrün. Abdomen dorsal grün, mit dunklen Vorderrandstreifen, die auf den beiden letzten Tergiten mehr zu gerundeten Mittelflecken am Vorderrand gestaltet sind. 1. Tergit und Sternite hellgrün.

7 mm.

*Odontomyia longicornis* n. sp. (Abb. 5)

1 ♂ von Moramanga, 10. X. 1958 (coll. F. KEISER).

In dieser Art ist vielleicht ein Zwischenglied zwischen *Odontomyia* und *Neuraphanisis* zu sehen. Das Flügelgeäder ist übereinstimmend mit dem von *Odontomyia*, doch ist  $m_3$  wohl fehlend, an der D ist aber die Ecke noch deutlich zu sehen, wo  $m_3$  entspringen müßte.  $r_4$  vorhanden.

♂: Schwarz, Kopf oben mit schwarzer, unten mit weißlich glänzender Behaarung. Sie ist besonders auf dem Epistom lang und abstehend. Der Mundrand scheint mehr braun zu sein (das Stück ist nicht ganz ausgereift). Augen auf der Stirn zusammenstoßend, unbehaart. Das Epistom ist gerundet, aber kielartig vorspringend. Die glänzenden Wangen tragen am Augenrand ein dichtes Büschel von Silberhaaren, ebenso das Stirndreieck. Fühler lang, die Basalglieder schlank. 1. Basalglied etwa 6mal so lang wie am Ende breit, das 2. länger als die Hälfte des 1. Beide sind glänzend hellbraun, mit unscheinbarer Behaarung. Komplexglied dunkelbraun, mit kurzem kegelförmigem Endglied. Abdomen und Schildchen schwarz — letzteres mit breitem hellgrünem Hinterrand — und weißlicher, auf dem Dorsum aufgerichteter, an den Pleuren mehr silberiger, längerer, glänzender Behaarung. f schwarz, t und Tarsen braun. Dorne des Schildchens hell weißlich, das apikale  $\frac{1}{3}$  schwarz. Flügel mit gelben Adern und gelbem Randmal. Schwinger apfelgrün. Abdomen schwarz, in den Hinterrandwinkeln der 3 mittleren Tergite mit grünlichen Flecken; auch der Seitenrand sowie der Hinterrand



des letzten Tergites sind hellgrün. Bauchseite hell, die letzten 2 Sternite mit breiten schwarzen Vorderrändern.

8,5 mm.

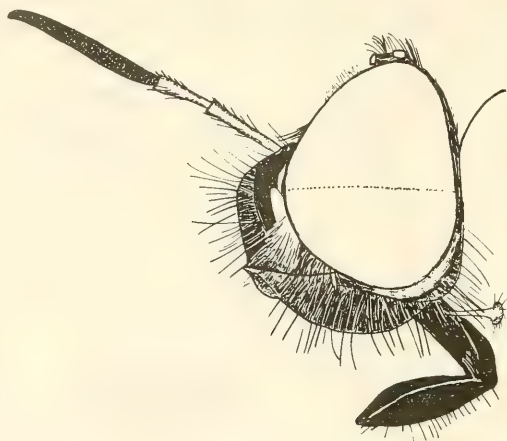


Abb. 5. *Odontomyia longicornis* n. sp., ♂ Kopfprofil.

*Oplodontha pulchriceps madagascariensis* Lind.

2 ♂♂, 1 ♀ von Tamatave, 1.–3. XI. 1958; 2 ♂♂, 3 ♀♀ von Amborovy, 29. und 30. VI und 30. III. 1958 (coll. F. KEISER); 1 ♀ von Bekily, IV. 1942 (coll. A. SEYRIG).

Diese Form unterscheidet sich in folgenden Merkmalen von der afrikanischen: Der Fühler ist kleiner und in der Regel heller; die Basalglieder sind ganz hell gelblich, das Komplexglied nur an der Spitze dunkelbraun. Die dunkle Zeichnung der Stirn des ♀ ist reduziert, so daß die helle (gelbe) Grundfarbe stärker hervortritt. Die Zeichnung des Abdomens ist variabel, wie bei der Stammform.

Das ♀ vom 30. III. hat an den Tergiten 2 und 3 des Abdomens nur noch gelbe Seitenflecken in den Hinterrandwinkeln. Bei dem ♀ von Bekily sind die schwarzen Gesichtsflecken besonders klein.

Pachygasterinae

*Tinda indica* Walk. 1851

1 ♂ von La Réunion, St. Denis, 26. X. 1958 (coll. F. KEISER).

Das ♂ ist sehr klein, nur 5,2 mm lang, neigt somit mehr zu *javana* Macq. Die Fühlerlamelle ist aber nur etwa 3mal so lang wie der Komplex, nicht fast 6mal so lang, wie das KERTÉSZ für das ♂ von *javana* fordert. Zu einer endgültigen Entscheidung fehlt größeres Material.

*Argyrobrithes albopilosus* (de Meijere) 1907

2 ♂♂ von La Réunion (Port), 29. X. 1958 (coll. F. KEISER).

Nach der Auffassung KERTÉSZ' sind aus der Verwandtschaftsgruppe *Wallacea* die Formen mit flach lamellenförmigem letztem Geißelglied als *Argyrobrithes* Grünb. anzusehen. Die Form stimmt in allen Einzelheiten mit der Darstellung DE MEIJERE's überein. Er beschrieb die Art nach ♂ und ♀ von Semarang als *Wallacea albopilosa* de Meijere. Ich folge KERTÉSZ, der 1920/21 die mit *Wallacea* verwandten Gattungen nach dem flach lamellenförmigen letzten Geißelglied in die Gattung *Argyrobrithes* Grünb. gestellt hat (Typus: *A. argenteus* Grünb.).

*Cardopomyia robusta* Kert. 1916

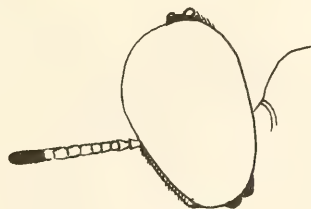
1 ♀ Fort Dauphin (coll. A. SEYRIG).

Eine größere Serie von Fénérive, 4. XI. 1957, Soanierana-Ivongo, 9. XI. 1957, Perinet, 30. XI. 1957, 1.–5. XII. 1957, 11. IV. 1958, 29. X. 1958, Ambalavao, 29. I. 1958, Ranopiso, 25. II. 1958, Ambovombe, 11. II. 1958, Ampandrandava, 5. II. 1958, Ambato-Boeni, 22. VI. 1958, 22.–23. VI. 1958, sowie von La Réunion (Port), 29. X. 1958 (coll. F. KEISER).

*Arthronema curtilamellatum* n. gen., n. sp. (Abb. 6)

1 ♂ von Antanimora, 9. II. 1958 (coll. F. KEISER).

**Gattungsdiagnose.** Die Gattung steht *Sternobrithes* nahe, kann aber nicht in die Gattung aufgenommen werden, weil bei dieser alle Fühlerglieder vom 3. an in den flachgedrückten Komplex eingegliedert sind, bei der neuen Gattung nur das kurze Endglied lamellös ist. Das 1. Basalglied ist wenig länger als breit und etwas länger als das 2., das so lang wie breit ist. Die folgenden sieben Glieder sind fast gleich groß, drehrund, so lang wie breit und wie die Perlen an einer Schnur aufgereiht. Das letzte Glied ist so lang wie die 3 vorletzten zusammen; es bildet eine Lamelle und ist apikal gerundet. Flügel mit  $r_4$ , ohne  $r-m$  und mit distal  $r-m$  entspringendem  $r_{2+3}$ . Präalarcallus deutlich entwickelt.

Abb. 6. *Arthronema curtilamellatum* n. sp., ♂ Kopfprofil.

**Artbeschreibung.** ♂: Schwarz. Stirndreieck klein, mit silberweißem Doppelhaarfleck. Augen fast nur in einem Punkt zusammenstoßend. Obere Facetten groß, untere davon getrennt, klein. Auch die Seitenränder des Gesichts mit schmalem Saum silberweißen Toments. Kopf oben gewölbt, unten zurückweichend. Fühler gelblichbraun, die 2 letzten Glieder schwarz. Fühler so lang wie der Kopf; dieser doppelt so hoch wie lang und breiter als hoch. Mesonotum gewölbt, mit spärlicher silberiger Behaarung, auch auf den Pleuren. Schildchen nach hinten gerichtet, mit flachem Rand und winzigen Körnchen am Rande. p gelblich, die f mit Ausnahme der Enden braunschwarz. Flügelgeäder hellgelb. Schwinger weiß. Präalarcallus deutlich entwickelt. Abdomen rund, breiter als der Thorax, mit kurzer silberiger Behaarung aus dicken, regelmäßig stehenden Härchen; diese Behaarung bedeckt das Dorsum des ganzen Abdomens mit Ausnahme eines großen runden Flecks an der Basis.

3,75 mm.

*Leucacron interruptum* n. gen., n. sp. (Abb. 7)

1 ♀ von Perinet, 6. X. 1958 (coll. F. KEISER).

**Gattungsdiagnose.** Dem Genus *Lophoteles* ähnlich und nahestehend, unterscheidet sich aber durch den Fühlerbau sehr wesentlich.

♀: Augenfacetten gleich groß. Stirn von  $\frac{1}{3}$  der Kopfbreite. Kopf wenig breiter als hoch und höher als lang. Fühler wenig unter der Profilmittte. 1. Fühlerglied etwa doppelt so lang wie breit, 2. becherförmig, aber innen mit einem deutlichen („ptecticoide“) Fortsatz, der fingerförmig dem Komplex aufliegt. Seine Einzelglieder sind innen stark vorgezogen und liegen „lagenartig“ aufeinander. Ihre Zahl ist schwer fest-

stellbar. Der letzte Abschnitt ist offenbar sehr klein. Die flachgedrückte Fühlerborste ist aber an der Basis wie unterbrochen; der Basalteil ist fast quadratisch und auch der Rest zeigt durch schwache Einschnitte eine Gliederung. Dazu ist die Fühlerborste behaart und auch das Komplexglied zeigt besonders auf den letzten Abschnitten eine deutliche Behaarung. Thorax gewölbt und vorn etwas steil abfallend. Schildchen mit gerundeter Spitze, breit gerandet, wenig aufgerichtet und am Hinterrand mit zahlreichen winzigen Börstchen. Flügelgeäder ähnlich wie bei *Lophoteles*:  $r_4$  vorhanden,  $r_{2+3}$  proximal von  $r-m$ ,  $R_1$  sehr schmal. Abdomen rund, an der Basis verschmälert.

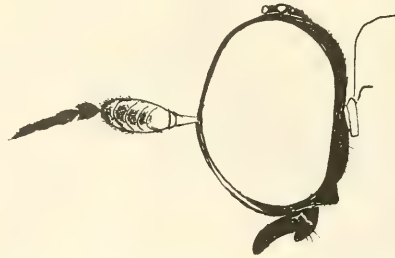


Abb. 7. *Leucacron interruptum* n. sp., ♀ Kopfprofil.

**Artbeschreibung.** ♀: schwarz. Stirn glänzend, mit einer Querfurche, in der Mitte mit einem schwachen Längskiel; Augenhinterränder nur oben etwas wulstig entwickelt. Ozellenhöcker wenig vorragend. Gesicht mit weißen Wangensäumen. Fühler an der Basis hell, glänzend, gelblich; Komplexglied ziemlich groß, elliptisch, gelbrot, apikal an der Außenseite gebräunt. Fühlerborste ganz schwarz, das äußerste Ende jedoch weiß, mit einer feinen weißen Endborste. Mesonotum und Schildchen gepolt, nur in der Präscutellardepression etwas gelblich glänzend behaart. Pleuren ganz glatt, ohne Behaarung. Hüften und p hellgelb, die f in der Endhälfte mit einem breiten braunen Ring. Flügel farblos, proximal der D etwas gebräunt. Randmal hellgelb. Schwinger dunkelbraun mit hellem Stiel. Abdomen schwarz, glänzend, porig, mit sehr geringer Behaarung am Hinterende.

3,5 mm.

**Bemerkung.** Vom gleichen Fundort (Perinet, 24. IX. 1958 [coll. F. KEISER]) stammt 1 Stück (♀), das leider defekt ist. Der Kopf ist angeklebt. Das Stück ist bis auf den anderen Bau der Fühlerborste *Acroleuca interrupta* so ähnlich, daß ich lange zögerte, es nicht zu dieser zu stellen. An ihm ist auch die „ptecticoide“ Entwicklung des 2. Fühlergliedes zu beobachten; der Fühler ist aber etwas gedrungener, die Fühlerborste kürzer, ohne die Unterbrechung an der Basis, in der Mitte flach verbreitert, am Ende mehr zugespitzt und nicht weiß. Auch die braunen, präapikalen Ringe an den f sind angedeutet.

Ich verzichte auf eine nähere Beschreibung und schlage nur den vorläufigen Gattungsnamen *Platyptilinum* vor.

***Ptilinoxus fallax* n. gen., n. sp. (Abb. 8)**

1 ♂ von Mandraka, II. 1944 (coll. A. SEYRIG), und 2 ♂♂, 1 ♀ von Mtge. d'Ambre, 12.-26. V. 1958 (coll. F. KEISER).

**Gattungsdiagnose.** Kopf halbkugelig. Augen des ♂ zusammenstoßend, oben mit größeren Facetten. Fühler etwas unter der Profilmitte. 1. Basalglied schmal, doppelt so lang wie breit; 2. Basalglied kurz, becherförmig; Komplexglied so lang wie beide Basalglieder zusammen, oval. Endborste lamellenförmig, erst am Ende spitz, mit dichter kurzer Behaarung an den Kanten der Lamelle und mit einem feinen Endhaar. Thorax gewölbt, vorne das Mesonotum etwas vorgezogen. Schildchen wenig aufgerichtet,



hinten gerundet, mit zahlreichen kleinen Körnchen am Rand. p einfach. Flügel mit  $r_4$ .  $R_4$  viel kleiner als  $R_3$ . Schwinger mit großem braunem Knopf. Abdomen des ♂ verhältnismäßig schmal, fast mit parallelen Seiten. Abdomen des ♀ an der Basis schmal, in der Mitte viel breiter als der Thorax.

**Artbeschreibung.** Schwarz, glänzend, mit zahlreichen Poren auf dem Mesonotum; sie sind aber flach, so daß Thorax und Schildchen wie gehämmert aussehen. Diese feine Struktur erstreckt sich auch auf die ersten Abdominaltergite, während die mittleren und letzten glänzend sind. Behaarung des Mesonotums unscheinbar, anliegend, bräunlich, etwas dichter vor dem Schildchen. p und Hüften glänzend hellgelb.



Abb. 8. *Ptlinoxus fallax* n. sp., ♀ Kopfprofil.

Fühlerbasalglieder hellbraun. Das Komplexglied am Ende und außen dunkelbraun. Die Lamelle dunkelbraun. Die Ränder der 4 sichtbaren Abschnitte des Komplexgliedes sind fein bereift, wie das KERTÉSZ auch für *Lophoteles plumula* Loew angibt.

♀: Kopf etwas mehr kugelig. Die Stirn glänzend schwarz, oben fast von  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, unten etwas schmaler. Über den Fühlern, an den Augenrändern je 1 Silbertomentfleck, der sich auf dem Gesicht zu einem etwas breiteren Silberrand fortsetzt. Fühler und p wie beim ♂. Abdomen glänzend schwarz, breit.

2,5—3 mm.

**Bemerkung.** *Lophoteles plumula* End. (nec Loew) Z. Anz. XLIII, S. 309 (1914) von Costa Rica ist bestimmt etwas anderes als *Loph. plumula* Loew (von der Insel Radak [Micronesien]).

Bei dieser ist die Fühlerborste eine wirkliche Borste mit Behaarung, wie das auch KERTÉSZ gezeichnet hat. Bei der ENDERLEIN'schen Art handelt es sich aber um eine Lamelle, die an den parallelen Kanten dicht behaart ist. Außerdem ist bei der echten *Loph. plumula* Loew, wie das ebenfalls KERTÉSZ dargestellt hat, der Abschnitt von c in  $R_3$  nur wenig länger als der in  $R_4$ . KERTÉSZ gibt das Längenverhältnis beider Zellen mit 17 : 12 an. — Die neue Art von Madagaskar stimmt in beiden Punkten mehr mit der neotropischen Art ENDERLEIN's überein.  $R_3$  ist viel größer als  $R_4$ . Die Randabschnitte von c sind bei ENDERLEIN's Art mindestens wie 2 : 1, bei der madagassischen Art ebenso. Auch der Fühler entspricht mehr der Darstellung ENDERLEIN's. Doch ist bei der neuen Art das Komplexglied apikal nicht so spitz, und die Lamelle ist am Ende mehr zugespitzt und trägt das charakteristische Endbörstchen.

**Otionigera acuticornis** n. gen., n. sp.

2 ♂♂ von Ambato-Boeni, 23. VI. 1958; 1 ♂ von Tuléar am 11. III. 1958 (coll. F. KEISER). 1 ♀ von Bekily, IV. 1942 (coll. A. SEYRIC).

**Gattungsdiagnose.** Präalarcallus („Öhrchen“) klein, aber deutlich entwickelt. Fühler klein, Komplexglied elliptisch, in die apikale Borste übergehend. Mesonotum vorne zu einem Höcker entwickelt.  $r_4$  vorhanden.  $r_{2+3}$  proximal r-m. Schildchen etwas aufgerichtet, ein ziemlich großes, stumpfes Dreieck bildend. An den Rändern mit zahlreichen Börstchen. Abdomen rund, etwas keulenförmig.

**Artbeschreibung.** ♂: Schwarz. Kopf doppelt so hoch wie lang, breiter als hoch. Augen zusammenstoßend. Obere Augenfacetten groß, von den unteren kleinen scharf getrennt. Stirndreieck und Gesicht mit einem feinen weißen Haarsaum. Fühler

etwas unter der Profilmitte, hellgelb; das Komplexglied kürzer als die beiden Basalglieder zusammen, am Ende gebräunt, in die weiße Borste übergehend. Mesonotum vorne stark gewölbt und stark porig, mit weißlicher unscheinbarer Behaarung hinter der Quernaht. p gelblichweiß; die f mit Ausnahme der Enden dunkelbraun. Flügel durchsichtig, farblos, mit gelbem Randmal. Die starken Adern braun, die schwächeren gelblich. Schwinger hell, vor dem Knopf mit einem dunklen Ring. Abdomen glatt, schwarz, glänzend.

4 mm.

Das Stück von Tuléar stimmt mit den beiden anderen ♂♂ völlig überein, nur sind die f und der Schwinger ohne die dunkle Zeichnung. Dasselbe gilt für das ♀ von Bekily. Bei ihm ist das Komplexglied wesentlich größer; es ist infolgedessen am Ende mehr gerundet, nicht so unmittelbar in die Fühlerborste übergehend wie bei den ♂♂. Die Stirn ist glänzend schwarz,  $\frac{1}{3}$  so breit wie der Kopf. Gesicht schwarz, an den Seitenrändern mit weißem Tomentsaum.

*Physometopon vesicularis* n. gen., n. sp. (Abb. 9)

1 ♂ von Famponambo, 29. IV. 1958 (coll. F. KEISER).

Gattungsdiagnose. Kopf blasig aufgetrieben. Obere Facetten von den kleineren unteren scharf getrennt. Fühler elliptisch, apikal in die Borste spitz auslaufend. Die beiden Basalglieder sehr kurz, breiter als lang. Mesonotum flachgewölbt. Schildchen gewölbt, sehr flach, gerandet, mit vielen Börstchen auf kleinen Randwarzen. Präalarcallus als flache Schuppe stark entwickelt.  $r_4$  fehlt.  $r_{2+3}$  distal r-m. Abdomen rund, breiter als der Thorax.

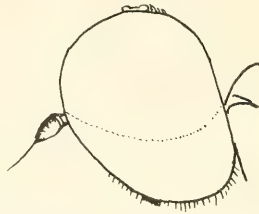


Abb. 9. *Physometopon vesicularis* n. sp., ♂ Kopfprofil.

Artbeschreibung. ♂: Schwarz. Kopf blasig aufgetrieben, oben viel stärker gewölbt als unten. Stirndreieck klein, mit silberweißen Doppelfleckchen. Seiten des Gesichts mit sehr feinem silberweißem Saum. Fühler in der Profilmitte stehend. Fühler braun; Borste so lang wie der Fühler. Hinterkopf ausgehöhlt. Ozellenhöcker wenig vortretend. Thorax stark geport, an den Seiten und in der Präscutellardepression mit silberiger Behaarung. p braun, die Basis von  $f_3$  heller, ebenso die Mitte von  $t_3$ . Erste beide Tarsalglieder von  $p_2$  und  $p_3$  zitronengelb, durch helle Behaarung schimmernd. Flügel farblos, nur die stärkeren Adern an der Basis braun, die übrigen fast farblos. Randmal gelb, Schwinger weißlich, mit dunklem Stiel. Abdomen schwarz, mit schütterer, halbanliegender silberiger Behaarung.

4 mm.

*Keiseria* n. gen. (Abb. 10)

Die Gattung ist ausgezeichnet durch den fehlenden  $r_4$ , durch 2 m-Äste, durch fehlende m-cu, durch 2 Schildchendorne und durch den „nematoceroideen“ Fühlerbau. Ich hatte das erste Exemplar einer Art schon 1936 in den Händen, als ich das Material SEYRIG's bearbeitete, konnte damit aber nichts beginnen, da es ohne Fühler war. In Kopf- und Körperform erinnern diese Arten etwas an die neotropischen *Rhaphiocera* (Sarginen).

Der Kopf ist rund, auf der Hinterseite etwas abgeflacht, mit sehr breiten Augenhinterrändern beim ♀. Beim ♂ gehen die großen oberen Facetten der Augen mit oder

ohne scharfe Grenze in die kleineren des unteren Teiles über. Stirn des ♀ breit. Fühler etwas unter der Mitte des Kopfprofils. Die beiden Basalglieder sind kurz, das 1. dreimal so lang wie breit. Die übrigen reihen sich zu einem langen, apikal etwas abgeflachten, behaarten Komplex aneinander. Die 3 ersten Glieder der Geißel sind fast gleich gestaltet, becherförmig, das 4., 5. usw. nehmen an Größe zu; das 4. ist etwa doppelt so lang wie das 3., das letzte ist so lang wie 4. + 5. zusammen. Die p sind einfach,  $f_3$  und  $t_3$  etwas verdickt und geschwungen.  $f_3$  mehr oder weniger keulig und an der Unterseite bei manchen Arten mit Dornen. Schildchen mit 2 nach hinten gerichteten Dornen.  $r_{2+3}$  entspringt über dem apikalen Ende der D.  $r_{4+5}$  ist einfach, kräftig und verläuft parallel zum Flügelvorderrand, eine lange  $R_3$  begrenzend und vor der Flügelspitze in einem Abstand endigend, welcher der Länge von  $r_{2+3}$  entspricht.  $m_1$  sehr kurz,  $m_2$  erreicht den Hinterrand nicht ganz.  $cu_1$  ist ebenfalls vor dem Rand kaum noch wahrnehmbar.  $cu_2$  gestielt. Abdomen von der Basis nach hinten allmählich verbreitert, beim ♀ an der breitesten Stelle so breit wie der Thorax. Beide Geschlechter in der Färbung verschieden.

Es können von *Keiseria* 2 Gruppen unterschieden werden: Die erste ist dadurch ausgezeichnet, daß die ♂♂ ohne scharf getrennte größere und kleinere Augenfacetten sind und durch einen stärker entwickelten Augenhinterrand (*amoena*, *rubicunda*). Bei der zweiten Gruppe sind obere und untere Facetten scharf getrennt; ein Augenhinterrand ist nicht entwickelt (*fasciata*, ? *praescutellata*). Ich unterscheide jedoch nicht verschiedene Gattungen, da Fühlerbau und Flügelgeäder übereinstimmen. Die 1. Gruppe kann als Übergang zu *Madagascara* Lind. angesehen werden, bei welcher die Kopfbildung ganz ähnlich ist, beim ♂ auch die Trennung der Facetten fehlt und der Augenhinterrand wohlentwickelt ist.

Bei der Beurteilung der systematischen Stellung dieser Gattung (und ihrer Verwandten) wurde die Auseinandersetzung KERTÉSZ' mit ENDERLEIN (Zool. Anz. XLIII, 1914, bzw. Ann. Musei nation. Hungar. XIV, 1916) berücksichtigt.

### *Keiseria rubicunda* n. sp.

2 ♂♂, 3 ♀♀ von Mandraka, II.–III. 1944 (coll. A. SEYRIG).

♂: Gesamtfärbung dunkel. Der Kopf wird größtenteils von den Augen eingenommen. Die Gelbfärbung des Gesichts und der Augenhinterränder tritt dadurch sehr zurück. Fühler schwarz und schwarz behaart. Thorax rotbraun, im Vorderteil des Mesonotums glänzend schwarz, Schildchen dorsal braun. Metapleuren und Sternalregion fast schwarz. p rotgelb, die Tarsen mehr oder weniger gebräunt,  $t_3$  braun. Flügel fast farblos, vom gelbbraunen Randmal geht ein leichter Schatten quer über den Flügel. Schwinger hell. Abdomen etwas glänzend, braunschwarz, an den Seiten mit langen, abstehenden hellen Haaren.

♀: Kopf hellgelb; Stirn so breit wie  $\frac{1}{3}$  der Kopfbreite. Der Ozellenhöcker in einem braunen Feld. Thorax, p und Abdomen mehr oder weniger chitinfarben. Die Dunkel-färbung auf dem Vorderteil des Mesonotums und auf Schildchen und Abdomen ist sehr reduziert, an letzterem in der Regel zu einem Paar schwarzer Flecken an der Basis und einem solchen am Ende.

5 mm.

### *Keiseria fasciata* n. sp. (Abb. 10a)

3 ♂♂ von Mandraka, III. 1944 (coll. A. SEYRIG); 2 ♂♂, 1 ♀ von Perinet, 24.–29. IX. 1958 (coll. F. KEISER); 1 ♂, 1 ♀ von Moramanga, 18.–20. XII. 1957 (coll. F. KEISER).

Die Art unterscheidet sich von *K. rubicunda* hauptsächlich durch das ganz grüne Schildchen, das mit einem ebensolchen quadratischen Fleck auf dem Mesonotum zusammenhängt, der nach vorne in 2 grüne Längsstreifen fortgesetzt ist, ferner durch einen hellen Ring um die dunklen  $t_3$ .



♂: Kopf grün, Hinterkopf schwarz. Fühler schwarz, mit brauner Basis. Facetten der Augen oben groß, von den kleinen unteren scharf getrennt. Mesonotum und Schildchen grün; ersteres mit 3 breiten schwarzen Streifen, deren mittlerer bis zur Quernaht reicht. Pleuren und Sterna in verschiedener Ausdehnung braun-schwarz, besonders dunkel die Metapleuren. p gelb. p<sub>1</sub> und p<sub>2</sub> mit gebräunten Tarsen. t<sub>3</sub> dunkelbraun mit einem hellen Ring in der Mitte. Hintertarsen von der hellen Basis an gegen das Ende dunkler braun werdend. Flügel farblos. Geäder wie bei *rubicunda*. Schwinger grün. Abdomen schwarz mit schmalem grünem Saum und heller, abstehtender Behaarung.

♀: Kopf ganz gelb (im Leben wahrscheinlich grün), ebenso die Pleuren, ohne dunkle Zeichnung. Im übrigen mit dem ♂ übereinstimmend.

4,5 mm.

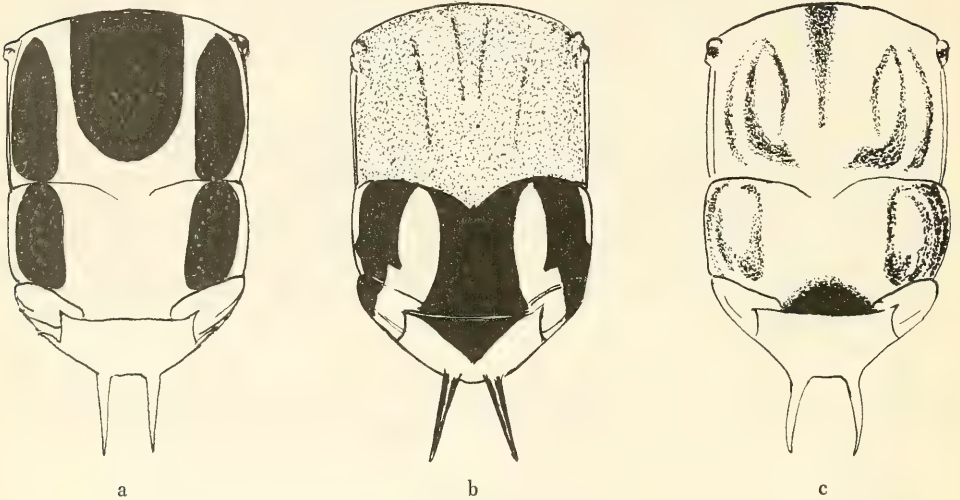


Abb. 10. *Keiseria*: Mesonotum und Schildchen von a) *fasciata*, b) *amoena*, c) *praescutellata* n. ssp.

*Keiseria amoena* n. sp. (Abb. 10b)

1 ♀ von Bekily, III.–IV. 1934 (coll. A. SEYRIG) (Museum Stuttgart!); 1 ♂, 1 ♀ von Jeffreville, 25. V. 1958 (coll. F. KEISER).

Diese schöne Art hatte ich schon bei meiner ersten Madagaskar-Arbeit vor mir, konnte aber, da die Fühler fehlten, damit nichts beginnen. Nun liegt ein tadelloses Pärchen der Ausbeute KEISER vor.

♂: Untere und obere Augenfacetten sind kaum verschieden groß. Kopf ganz gelb (im Leben wahrscheinlich grün), einschließlich der Augenhinterränder. Hinterkopf schwarz. Fühler schwarz. Mesonotum glänzend hellbraun, mit der Andeutung eines dunkleren Längsstreifens und hinter der Quernaht mit 2 grünen Längsstreifen, die in Verbindung mit dem breiten grünen Hinterrand des Schildchens stehen. Dieses ist nur an der Basis braun; und damit im Zusammenhang steht ein brauner Fleck, der die Scutellardepression zwischen den 2 grünen Streifen füllt. Die Schildchendorne sind rotbraun, länger als das Schildchen, auf der ganzen Länge mit einzelnen abstehtenden Haaren. Ein breiter grüner Seitenstreif unter der Notopleuralnaht geht von der Schulter bis zum Abdomen; der ganze untere Teil der Pleuren und die Sternalregion sind glänzend braunschwarz, mit silberiger Behaarung. Hüften und f gelb; t<sub>1</sub> und t<sub>2</sub> braun, apikal heller. t<sub>3</sub> und die etwas verdickten Tarsen von p<sub>3</sub> schwarz. Tarsen der p<sub>1</sub> dunkel, der p<sub>2</sub> hellbraun. Flügel schwach grau, mit braunem Randmal und ebensolchen Adern. Schwinger grün. Abdomen schwarz, die mittleren Segmente etwas braun. Die abstehtende Behaarung teilweise schwarz.

♀: Kopf grün, der obere Teil der breiten Augenhinterränder und des Hinterkopfes hellbraun, ebenso zwei Fleckchen neben dem schwarzbraunen Ozellenhöcker und 2 schmale Längsstreifen auf der Stirn. Thorax wie beim Männchen, doch fehlt die dunkle Färbung der Pleuren. p heller braun als beim ♂. Abdomen ganz rotbraun, an der Basis und ein schwacher Längsstreifen etwas dunkler.

7 mm.

*Keiseria praescutellata* n. sp. (Abb. 10c)

1 ♀ von Nossy Bé, Fascène, 17. V. 1958 (coll. F. KEISER).

Eine *K. amoena* nahestehende Art. Sie ist durch schwarze Querflecken, die teilweise in der Mitte geteilt sind, auf dem grünen Abdomen ausgezeichnet.

♀: Kopf ähnlich wie bei *amoena*; doch ist die braune Färbung im oberen Teil der Augenhinterränder nur schwach; dafür sind aber die beiden Längsstreifen auf der Stirn viel dunkler braun, breiter und miteinander sowie mit dem Fleckchen neben dem Ozellenhöcker verschmolzen. Mesonotum vorne hellbraun, ähnlich die Sternalgegend; alles übrige mehr oder weniger grün, auch das Schildchen. Seine Dorne sind blaß, nur mit wenig langen Haaren. Vor dem Schildchen ein dunkelbrauner dreieckiger Fleck. p gelb mit Bräunung von  $t_3$  und den Tarsen, bei diesen in verschiedenem Ausmaß. Abdomen grün mit trapezförmigen Flecken der Tergite an den Vorderrändern und heller, absteher Behaarung. Das letzte Tergit ist bis auf einen Saum ganz schwarz.

6,5 mm.

*Madagascar seyrigi* Lind. 1936

2 ♂♂, 1 ♀ von Ambodiwamy, III. 1950, und Famponambo, VII. 1959 (coll. J. VADON).

♀: *M. seyrigi* ist in der Färbung und deren Intensität sehr variabel. Die Stirnbreite beträgt beim ♀ fast  $\frac{1}{3}$  der Kopfbreite; sie ist von einem großen quadratischen schwarzen Fleck vor dem Ozellenhöcker eingenommen. Der Augenhinterrand ist breit gelb, der Hinterkopf in der Mitte braun. Die Fühler sind braun, apikal weiß (der eine noch vorhandene Fühler scheint durch die Trocknung gebräunt zu sein). Der Thorax ist dorsal rotbraun, mit angedeuteter Streifung. Das Schildchen ist nicht ganz grün, sondern an der Basis mit einem schmalen braunschwarzen Fleck, der vor dem Schildchen sich zu einem Dreieck erweitert, das höher als der Fleck des Schildchens ist. Schildchendorne gelblich. Pleuren und Sterna rotbraun, mit ausgedehnter, heller, im Leben wahrscheinlich grüner Fleckung auf den Pleuren. p rotbraun.  $f_3$  größtenteils braunschwarz; Tarsen der  $p_3$  weiß, die letzten Glieder gebräunt.  $p_1$  und  $p_2$  ganz rotbraun, nur die 3 letzten Tarsalglieder geschwärzt. Die  $f_3$  von der 1936 dargestellten Gestalt. Flügel mit einer schwachen Trübung über der D-Region, einem glashellen Querband distal der D und einem breiten grauen Apex. Schwinger braun, mit hellem Stiel. Postscutellum braun. Abdomen ganz rotbraun.  $r_{2+3}$  ist kürzer als D.

♂: Die Augen stoßen nicht ganz zusammen. Die schmale Stirn ist in den oberen  $\frac{3}{5}$  ganz schwarz. Die Fühler sind dunkler, an der Basis schwarz, aber mit der schneeweißen Geißel. Thorax mit 3 breiten schwarzen Längsstreifen. Der mittlere endet an der Quernaht. Wie beim ♀ ist der schwarze Fleck in der Präscutellardepression etwas auf das Schildchen ausgedehnt. Das f zeigt denselben Bau wie beim ♀; die  $t_3$  ist fast ganz schwarz. Die Tarsen des  $p_3$  sind weiß, bis auf die beiden schwarzen Endglieder.

7 mm.

Die Typen (Museum Stuttgart) stammten von Andreba; sie sind heller, morphologisch jedoch übereinstimmend.

*Lampetopus umbrus* Lind. 1936

2 ♂♂ von Moramanga, 13,5 km S, 20. XII. 1957, und Perinet, 1600 m, 4. XII. 1957 (coll. F. KEISER).

*Lampetiopus umbrosus* var. *rufipes* n. var.

3 ♂♂ von Maroantsetra 1962 und Tsaramamiandro, XI. 1950 (coll. J. VADON).

Ich konnte 1936 das ♂ von *L. umbrosus* beschreiben. Die 3 nun vorliegenden ♂♂ unterscheiden sich von der Stammform durch etwas beträchtlichere Größe (9—10 mm gegen 7,5 mm) und durch braunrote f, ebensolche nur an der Basis mehr oder weniger braune t. Flügelzeichnung beider Formen übereinstimmend. Die Abbildung 6 in meiner Arbeit 1936 ist etwas zu dunkel ausgefallen, besonders was den zartgrauen Flügelapex betrifft. (Mit Typus verglichen!)

Die Typen und Paratypen der in dieser Arbeit behandelten Arten werden in den Museen in Basel, Paris und Tervuren aufbewahrt. Paratypen sind auch in den Besitz des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart übergegangen.

## Schrifttum

- 1936 LINDNER, E.: Stratiomyiiden von Madagaskar. — Konowia Bd. XV, S. 33—50.  
1950 JAMES, M. T.: A new stratiomyid from Madagascar. — Proc. Ent. Soc. Washington, 52: p. 100—101.  
1958 LINDNER, E.: Stratiomyiidae de Madagascar. — Le Naturaliste de Malgache, T. X, p. 87—91.  
1959 JAMES, M. T.: Les Potamidinae et Hermetiinae de Madagascar. — Le Naturaliste de Malgache, XI, p. 147—152.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Erwin Lindner, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3







574.0643  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. August 1966

Nr. 157

## Fruitflies collected by Dr. Erwin Lindner in East and South Africa (Trypetidae, Diptera)

(Ergebnisse der Forschungsreise Lindner 1958/59 — Nr. 22)

By H. K. Munro, Pretoria

With 3 Figures



Since the last comprehensive review of the African Trypetidae by BEZZI in 1924, many new species have been described and groups revised, but much remains to be done. Many species are still in the genera in which they were placed by BEZZI and their correct position needs further consideration. Genera such as *Ensina* and *Trupanea* have been more or less broken up, some species retained in a restricted sense, others for which new genera have been erected, leaving a few species the generic position of which requires more study. It is thus at times necessary to refer to a species under a genus to which it may not now belong. Further, it is not satisfactory to describe an apparently "new" species under an alien genus, such a species all too often represented by a single specimen; it is better to await a revision of the group to which it may belong and preferably the discovery of more specimens.

In the small collection of Trypetidae from East and South Africa kindly sent by Prof. Dr. E. LINDNER, there are some that must be retained in a possibly incorrect genus and even specimens that cannot yet be correctly identified. Most of the specimens were taken in "T. T. — Tanganyika Territory" now "Tanzania" and this is not repeated throughout the paper; localities in other areas are given in detail.

References to literature are given when needed, or only the latest general reference is noted.

### *Dacus (Dacus) bivittatus* Bigot

Four males and two females, Makoa, 15. II. 1959 and 3., 5. and 8. IV. 1959.

This is the large cucurbit fly, a common pest throughout Africa.

### *Dacus (Didacus) vertebratus* Bezzi

Two males, Makoa, 14. II. 1959.

This is also one of the serious pests of cucurbits in Africa. The species is very variable and single specimens are sometimes not easy to identify.

### *Dacus (Psilodacus) mochii* Bezzi

One male and four females, Makoa, 6.–25. II. 1959.

These agree with specimens from the Congo; the male specimen is small and teneral.

### *Pterandrus rosa* (Karsch)

Nine females, Makoa, 13. I.–20. II. 1959. Most of them taken at light (Lichtfang). This, the Natal fruitfly, is a major pest of deciduous fruits in South and East Africa.

### *Ocnerioxa undata* (Bezzi)

*Ocneros undatus* Bezzi, 1920, Bull. ent. Res., 10: 248.

*Ocnerioxa undata* (Bezzi) 1923, Ann. Mus. Nat. Paris, 29: 519; 1924, Bull. ent. Res., 15: 113.



Two males and four females, Marangu, 1.-20. III. 1959, one female, Makoa, 17. I. 1959, and one female from Okameni-Tsavo, 25.-28. II. 1959.

These specimens have been identified as *O. undata* since they agree with the description given by BEZZI. There are, however, certain problems concerning the species placed in the genera *Ocnerioxa* and *Afrocneros* that require a revision of the group.

*Ocnerioxa lindneri* n. sp. (Figs. 1 A and 1 B)

This new species comes within the meaning of the genus *Ocnerioxa* given by BEZZI in 1924. It differs from all the other species in the absence of a dark, blackish bar or stripe along the top of the mesopleura, the so-called notopleural stripe, and from all except *woodi* Bezzi in the absence of the presutural bristle. It differs further from *woodi* in the absence of a dark bar across the epistome. The two specimens described here are so alike, apart from a slight difference in wing-pattern, that they must represent the same species.



Fig. 1. *Ocneria lindneri* n. sp., wing, A ♂, B ♀.

Holotype ♂, Chyulu Hills, Kenya, April 1938, alt. 5200 ft. Coryndon Museum; Allotype ♀, Makoa, Tanganyika Territory, East Africa, 17. I. 1959, LINDNER leg.

♂: Length 4.4 mm, wing 4.5 mm; ♀: length 5.5 mm, wing 5.0 mm.

Head: Yellow, brown above neck, length : height : width, 6 : 8 : 10; eye rounded, length about 0.8 height; frons, width 0.8 length, 0.4 width of head, moderate brown pubescence on anterior half, ocellar dot black, ocellar bristle very minute or practically absent; bristles: postorbitals a single row of short, dark bristles, postverticals, inner and outer verticals present; two lower orbitals, the anterior about half the length of the hind one, two upper orbitals, the hind one small and pale; lunule yellow, short lunate; antennae 0.8 face, segment 3 yellow, oval, arista very slightly pubescent; face concave, parafacials narrow, epistome projecting about half width of antennal segment 3; genae moderately wide, 0.2 height of eye, bristle yellow; postgenae swollen.

Thorax: Dorsum brown to notopleural suture with obscure not strongly marked blackish stripes: narrowly above humerus widening to suture, barely apparent in female but depending on direction of light, behind suture a moderately wide stripe just outside dorsocentral line and an oval, submedian spot behind and weakly continued before suture; humerus in ♂ brown, in ♀ yellow; dust slight, brownish, but grey on darker areas, pubescence short, fine, brown-shining; pleura yellow, thinly clothed with fine hairs, no dark stripe along top of mesopleura; postscutellar area shining ferruginous; bristles: scapulars weak; dorsocentrals near scutellum, 3 supra-alar, 2 notopleural, but no presutural, 1 mesopleural and 1 sternopleural, no pteropleural. Legs yellow. Scutellum yellow, triangular, flat above, sides flattened, in ♀ slightly convex above; 4 bristles, long, apicals 0.8 basals. Wing: pattern by transmitted light Fig. 1 A ♂, B ♀, in oblique light almost entirely brown except costal spots and a pale oval area along vein 5 in posterior cell 3 and slightly over outer end of vein 4, these shining whitish; stigma as long as outer costal cell; vein 3 fairly setose above to mid posterior cell 2 and below to upper cross-vein.

Abdomen: ♂, somewhat translucent, shining mottled blackish-ferruginous, tergite 3 wide, about as wide as length of abdomen, but apical tergites narrowed, tergite 5 yellow on middle for half length, tergite 9 yellow, cerci very long, 0.4 mm. ♀, shining,

fine dark pubescence, tergites 1 + 2 yellow, 3 mainly yellow on anterior half with brown spots on middle and sides, on hind half slightly yellowish with small hyaline spots, 4 brown, 5 brown, on middle of posterior half yellow with small hyaline spots, 6 short, yellow, with numerous, small hyaline spots; ovicape brown, black at tip, length 1.0 mm, fine pale pubescence; intermediate membrane yellow, aculeus, apex exposed, yellow, tip rounded.

*Terpnodesma taeniptera* (Bezzi)

*Terellia taeniptera* Bezzi, 1924, Ann. S. Afr. Mus., 19: 506, Pl. XIII, Fig. 52.

*Terpnodesma taeniptera* (Bezzi) Munro, 1956, Ann. Mus. Congo Tervuren, Zool., 51: 469, Figs. 2—3.

Two males and two females, Makoa, 10. IV. 1959. These are stated to have been taken at light (Lichtfang), an interesting occurrence as trypetids do not seem to be attracted to light as a rule probably as they do not normally fly at night.

This is a curious species, apparently quite wide-spread but never numerous. Described as a *Terellia*, it showed such remarkable characters, especially in the aedeagus, that a new genus was erected for it.

*Metasphenisca bezziana* (Enderlein)

*Trypeta bezziana* Enderlein, 1911, Zool. Jahrb., 31: 424, Fig. F.

*Metasphenisca bezziana* (Enderlein) Munro, 1947, Mem. Ent. Soc. S. Afr., 1: 130, Figs. 23, 165, 249.

*Aciura latincisa* Bezzi, 1924, Bull. ent. Res., 15: 122. Munro, 1935, Ann. Mus. Nat. Hung., 29: 140, Fig. 8. (It may be noted that in the latter reference the name „tetrapoda“ should read „tetrachaeta“.)

One male, 3. X. 1958, „An Bord nach Verlassen von Las Palmas“ in the Canary Islands. This is a remarkable record. The species was described from Eritrea and as far as may be judged, this specimen is ENDERLEIN's species. Two other specimens from Kenya also agree but this is a case where more material is needed. The generic differences, such as there may be, between *Isoconia* Munro and *Metasphenisca* Bezzi need further study.

*Paraspheniscoides binaria* (Loew)

*Trypeta binaria* Loew, 1861, Berl. Ent. Zeit., 5: 274, ♀, Pl. II, Fig. 11.

*Notoxesis binaria* (Loew) Munro, 1947, Mem. Ent. Soc. S. Afr., 1: 144, Figs.

*Paraspheniscoides binaria* (Loew) Hering, 1941, Ann. Nat.-hist. Mus., Wien, 51: 197 — as type species of *Paraspheniscoides*.

The species has also been placed in *Aciura* and in *Spheniscomyia*.

Two females, Makoa, 10. I. 1959 (Lichtfang). A wide-spread species and one of those that infest the inflorescence of *Lippia*.

*Dicheniotes distigma* (Bezzi)

*Tephrella distigma* Bezzi, 1924, Ann. S. Afr. Mus., 19: 519, Pl. XIV, Fig. 68.

*Dicheniotes distigma* (Bezzi) Munro, 1947, Mem. Ent. Soc. S. Afr., 1: 182, Figs.

One male, Makoa, 2. II. 1959.

*Afraciura quaternaria* (Bezzi)

*Spheniscomyia quaternaria* Bezzi, 1924, Ann. S. Afr. Mus., 19: 516, Pl. XIV, Fig. 67.

*Conionota quaternaria* (Bezzi) Munro, 1947, Mem. Ent. Soc. S. Afr., 1: 148, Figs.

*Afraciura quaternaria* (Bezzi) Hering, 1941, Ann. Nat.-hist. Mus., Wien, 51: 198.

One female, Makoa, 3. IV. 1959. Another of the species of which the larvae live in the inflorescence of *Lippia* (Verbenaceae).

It may be noted that when the genus *Conionota* (MUNRO op. cit.: 147) was published, the description of *Afraciura* (HERING op. cit.: 197) was not available due to war conditions. BEZZI's species is reasonably congeneric with *Afraciura zernyi* Hering.

*Mesoclanis dubia* (Walker)

MUNRO, 1950, J. Ent. Soc. S. Afr., 13: 41.

One female Kapstadt (Capetown, South Africa). This is one of the species that live in the flowers and seeds of *Chrysanthemoides monilifera* (Compositae).

*Lethyna aequabilis* Munro

MUNRO, 1957, Brit. Mus. Ruwenzori Exp., 1934—1935, 2: 947, Figs.

One male, Kilimandjaro S.W., O. Africa, 3500 m, 1.—4. II. 1959.

*Paroxyna ignobilis* (Loew)

MUNRO, 1957, op. cit., 2: 977, Figs.

One female, Kapstadt, 1958.

A common species, wide-spread from South to East Africa and Eritrea infesting the flowers of *Sonchus* (Compositae).

*Paroxyna siphonina* (Bezzi)

MUNRO, 1957, op. cit., 2: 960, Figs.

One female, Makoa, 10.—20. II. 1959.

*Scedella praetexta* (Loew)

MUNRO, 1957, op. cit., 2: 996.

One female, Mbugve, 29.—30. III. 1959.

*Scedella dissoluta* (Loew)

MUNRO, 1957, op. cit., 2: 998.

One male and one female, Makoa, 3.—9. IV. 1959. These specimens are not quite typical.

*Scedella glebosa* Munro

MUNRO, 1957, op. cit., 2: 990, Figs.

One male and one female, Makoa, 3. and 5. IV. 1959.

*Acanthiophilus muii* Bezzi

BEZZI, 1924, Bull. ent. Res., 15: 139.

One female, Durban, South Africa, 7. XII. 1958. A common species along the eastern coast of South Africa, forming terminal twig galls on *Brachylaena* (Compositae). This species and *A. hemimelas* Bezzi are to some extent very like species of *Acanthiophilus*, but certain characters indicate possible generic differences that will be studied in a later revision of the group.

*„Trupanea“ woodi* Bezzi

BEZZI, 1924, Bull. ent. Res., 15: 146.

Seven males and ten females, Makoa, 6.—25. II. and IV. 1959 on *Vernonia* spec. only.

*„Trupanea“ aurea* Bezzi

BEZZI, 1924, Bull. ent. Res., 15: 144.

Two males, Makoa, 6.—25. II. 1959 and 4. IV. 1959.

Note: In a recent paper (MUNRO, 1964, The Genus *Trupanea* in Africa, Dept. Agric. Tech. Services, Rep. S. Afr., Ent. Memoirs, Vol. 8) the concept of the genus *Trupanea* has been restricted in particular to species having not less than three lower orbital bristles, two scutellars and a typical aedeagus. Apart from these, of the species included by BEZZI in *Trupanea* (*Trypanea*) in 1924, some have already been placed in other genera leaving certain others with four scutellar bristles still to be considered; among these are „*T. woodi*“ and „*T. aurea*“. However, considerable comparative work will need to be done to attain a solution.

*„Trupanea“* sp.

Three males, Makoa, 6.—25. II. 1959 and two females, 4. IV. 1959. These specimens have also four scutellars and appear similar to others awaiting study.

*„Rhabdochaeta“ nigra* Bezzi

MUNRO, 1935, Ann. Mus. Nat. Hung., 29: 159.

One male, Makoa, 11. II. 1959.



„*Rhabdochaeta*“ sp. (Fig. 2 below)

Five males and three females, Makoa, 3. IV. 1959. On *Vernonia* spec. only.

Note: None of the species placed in the genus *Rhabdochaeta* de Meijere (1904, Bijdr. Dierk., 17: 108, Fig. 23) belong there because the genus and its type species have been quite incorrectly interpreted. A revision of the whole subfamily is to be undertaken to re-assess the position.



Fig. 2. Wing of *Cladotricha* spec. (above) and of *Rhabdochaeta* spec. (below). Photo GEORG KUBE.

*Cladotricha* sp. (Fig. 2 above)

Two males and three females, Makoa, II.-4. IV. 1959 on *Vernonia* spec. only. A small, whitish species; it is not *Cladotricha fordiana* (Munro) but seems to belong to the same genus. Many specimens await study and can only be included in the subfamily revision.

*Urophora pantomelas* Bezzi

BEZZI, 1926, Bol. Lab. Zool. gen. e agr. Portici, 18: 288.

Three females Makoa, 4. IV. 1959 and 6.-25. IV. 1959.

A small, black species commonly breeding in the flower-heads of *Helichrysum* (Compositae). This and a series of species generally referred to *Urophora* are awaiting revision.

Anschrift des Verfassers:

Dr. H. K. Munro, Private Bag 134, Pretoria, South Africa

### Ergänzende Bemerkungen des Sammlers

Als Sammler des vorstehend durch Dr. H. K. MUNRO bearbeiteten Materials von afrikanischen Trypetiden erlaube ich mir, mit Zustimmung Dr. MUNROS, folgende Ergänzung dieser Arbeit.

Es waren drei ökologische Gegebenheiten, die in besonderer Weise das Vorkommen einiger Trypetiden-Arten begünstigten und ihre Beobachtung und Erbeutung ermöglichen.



Fig. 3. *Vernonia* spec. — Biotop of *Trupanea woodi* Bezzi, *Trupanea aurea* Bezzi, *Scedella dissoluta* (Loew), *Scedella glebosa* Munro, *Stylia sororcula* Wied., *Rhabdochaeta nigra* Bezzi, *Rhabdochaeta* spec., *Cladotricha* spec., *Urophora pantomelas* Bezzi. (Photo ELMAR LINDNER.)

Dr. MUNRO erwähnt, daß nur wenige Arten am Licht gefangen würden. Das mag wohl daran liegen, daß die meisten Sammler (in der Regel sind es Schmetterlingssammler) auf diese kleinen Insekten nicht achten. Ich erbeutete am Licht *Pterandrus rosa* (Karsch), *Terpnodesma taeniaptera* Bezzi, *Paraspheniscoides binaria* (Loew) und *Dicheniotes distigma* Bezzi. Erstere beide wurden nur bei dieser Gelegenheit in Anzahl beobachtet; die beiden anderen Arten waren Einzelfunde.

Die Exkrete von Blattläusen, Schildläusen und Mottenschildläusen (Aleurodinen) besitzen immer größte Anziehungskraft für viele Dipteren. Trypetiden sind dabei im allgemeinen nicht häufig, aber an einer von den Entwicklungsständen eines Aleuro-

*canthus* spec. befallenen Gartenrose war in Marangu die schöne *Ocnerioxa undata* Bezzi nicht selten. Dazu kamen noch vor: *Coniopnota reculta* Munro, *Tephraclia sphenoptera* Bezzi und *Bezziella margaritifera* (Bezzi). Alle Trypetiden der Ausbeute von Marangu stammen von diesem Rosenstrauch. Auf der Pflanzung Makoa am Kibo beobachtete ich auch die Mittelmeerfruchtfliege *Ceratitis capitata* (Wied.) bei Schildläusen des Kaffee-strauches.

Die reichste Ausbeute an Bohrfliegen ergab der durch Wochen hindurch fast tägliche Besuch eines ansehnlichen Bestandes einer *Vernonia* spec. (Fig. 3) auf Makoa, einer Pflanze, die Ansammlungen ähnlich denen unserer Brennessel bildet und die wenig auffallende, leicht violette Blüten trägt. Die Farbe fällt um so weniger auf, als die verwelkten Blüten dem Blütenstand im ganzen ein unansehnliches Bild geben, demgegenüber die wenigen frischen Blüten, die täglich hinzukommen, nicht sehr in Erscheinung treten. Dazu kam, daß die Blütenstände während der ersten Blütezeit der Pflanze von Blattläusen befallen waren. Ich hatte aber nicht den Eindruck, daß die Blattläuse eine besondere Anziehung auf die Trypetiden bewirkten, denn letztere erschienen in der Hauptsache, als der Blattlausbefall ziemlich abgeklungen war. Es traten auf: *Trupanea woodi* Bezzi, *Trupanea aurea* Bezzi, *Scedella dissoluta* (Loew), *Scedella glebosa* Munro, *Stylia sororcula* Wied., *Rhabdochaeta nigra* Bezzi, *Rhabdochaeta ? neavei* Bezzi (HERING det.), *Cladotricha* spec. und *Urophora pantomelas* Bezzi. Die schönen Arten *Trupanea woodi* Bezzi und *Rhabdochaeta ? neavei* Bezzi, auch *Cladotricha* spec., waren so häufig, daß anzunehmen ist, sie machen ihre Entwicklung in den Infloreszenzen der Pflanze durch.

Die Liste Dr. MUNROS ergänzend, füge ich noch an:

*Ceratitis capitata* (Wied.), die „Mittelmeerfruchtfliege“.

Von ihr fing ich 1 ♀ in Durban 7. XII. 1958 und 1 ♂ auf Makoa am 10. II. 1959, letzteres bei Kaffeeschildläusen. Diese Art ist in der Alten Welt wie in der Neuen Welt verbreitet, auch in Afrika und auf Madagaskar.

*Pliomelaena brevifrons* Bezzi (LINDNER det.)

1 ♂ von Makoa 6.–25. II. 1959.

*Bezziella margaritifera* Bezzi (HERING det.)

1 ♀ von Marangu 1.–20. III. 1959.

*Stylia sororcula* Wied. (HERING det.)

1 ♀ von Marangu 1.–20. III. 1959, 1 ♂ von Makoa 6.–25. II. 1959.

E. Lindner





574.0643  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. August 1966

Nr. 158

### New and interesting Agromyzidae (Diptera) from Florida

By Kenneth A. Spencer

With 54 Figures



This paper is based almost entirely on material collected since 1963 mainly in the Miami area of southern Florida by Mr. CARL E. STEGMAIER Jr. Thirteen new species are described, two new synonymies are established, new host records are given for six species and six species are recorded for the first time in North America. All the species discussed have been bred from known hosts and the availability of puparia together with the host information has been of the greatest value in clarifying many of the difficult species.

It has been found that the distribution of the known species in this area is essentially neotropical. A number of the species now recorded have hitherto only been known from the Caribbean area or from Central America. The northern limits of the range of these neotropical species is not known with any accuracy. To facilitate future identification additional couplets have, therefore, been prepared, wherever practicable, for all new species both for FRICK's (1959) key to north American species and for the author's (1963) key to neotropical species.

Mr. STEGMAIER's assiduous collecting has added significantly to our knowledge of the North American Agromyzidae, and I would like to take this opportunity of thanking Mr. STEGMAIER for allowing me to study his valuable material and also for the great assistance he has given me over the past three years in extensive correspondence; without this active co-operation the preparation of this paper would not have been possible. I also wish to thank Mr. GEORGE STEYSKAL of the Entomology Research Division, U.S. Department of Agriculture, Washington, for providing information on types in the U.S. National Museum and for arranging for the loan of much other material. Finally, I wish to thank my wife for the preparation of all text figures in this paper. The scale line in all cases represents 0.1 mm.

The holotypes of the 13 new species described are being presented to the U.S. National Museum, Washington, but will be retained in my collection while I continue actively to work on the Agromyzidae.

#### Genus *Agromyza* Fallén

This genus is not well represented in southern Florida and only two species were discovered by STEGMAIER in three years of intensive collecting. These species are discussed below; in one case, *A. varifrons* Coq., the host has been established for the first time and in the other, *A. parvicornis* Lw., new hosts have been discovered.

#### *Agromyza parvicornis* Loew

Florida: Sweetwater, Tamiami Canal, 3 ♂♂, 3 ♀♀, ex leaf-mines on *Echinochloa walteri* (Purch.) Heller.

This series agrees well with the essential characters of *parvicornis* (MELANDER, 1913: 254; SHEWELL, 1953: 463; FRICK, 1959: 356), although the only recorded host hitherto is *Zea mays* L.

The aedeagus of a specimen from Florida is shown in Fig. 1.

Leaf-mines containing dead larvae found by the author at Kennedy Airport, New York, 23. X. 1965 on *Panicum dichotomiflorum* Michx. also appear to represent this species. The larval characters agree closely with those reared from *Echinochloa*.

### *Agromyza varifrons* Coquillett

Florida: Hialeah, 4 ♂♂, 6 ♀♀, emerged 5. X. 1963 from leaf-mines on *Celtis laevigata* Willd. (Ulmaceae), leg. 22. IX. 1963 (C. E. S.).

I am satisfied that this series represents the first reared specimens of *A. varifrons*, of which the single female type was caught in District of Columbia.

It is interesting to note that HENDEL (1931–1936: 154) considered *A. varifrons* as a synonym of *A. trebinjensis* Strobl from the Adriatic coast of Yugoslavia. It has recently been established by SPENCER (1966 b: 293) that *A. trebinjensis* is a leaf-miner on *Celtis australis* L., which is widespread in the Mediterranean area; this species was subsequently described as *A. celtidis* by NOWAKOWSKI (1960).

The aedeagus and cerci of a male of *A. varifrons* from Florida are illustrated in Figs. 2, 3; the genitalia of this specimen closely resemble those of *A. trebinjensis*, illustrated by NOWAKOWSKI (as *A. celtidis* Now.) but the distiphallus is more distinctly U-shaped and the cerci are more elongate, with a distinctive patch of stout bristles on the lower, inner corner.

Although *A. trebinjensis* has not been recorded outside the Mediterranean area, the food-plant occurs widely across eastern Europe and Asia to China and there is little reason to believe the leaf-miner will not be found to have a similar distribution. However, the population in Florida has presumably been isolated from the main Palaearctic stock since the last severance of the Bering Straits land connection and the differences in genitalia suggest a sufficient degree of reproductive isolation to justify treating the two populations as distinct species rather than allopatric sub-species.

*A. aristata* Malloch (1915 b) is also a leaf-miner on the family Ulmaceae, feeding on the genus *Ulmus* which is closely related to *Celtis*. This species is readily distinguishable from *A. varifrons* by the ash-grey mesonotum and entirely yellow legs. FRICK (1959: 354) mentions seeing a leaf-mine of *A. aristata* on *Celtis*; it is now reasonable to assume that this mine was of *A. varifrons* and that *A. aristata* is host-specific on *Ulmus*.

### Genus *Japanagromyza* Sasakawa

Two new species from Florida are described below and *J. inaequalis* (Mall.) is also discussed, representing the first record of this species in America. I have also recently examined 30 specimens from Antigua, the Bahamas, Barbados and Dominica, among which six further species are represented, which will be described elsewhere. The study of this additional material and also of further specimens from the Pacific area confirms that this genus includes many very closely related species, which in some cases can only satisfactorily be identified by the male genitalia.

The genitalia of a paratype of *J. inaequalis* (Mall.) have now been examined by G. STEYSKAL, and I have examined a male bred from *Vigna repens* in Florida. These studies have shown that the specimen from Puerto Rico, San Juan, illustrated as *J. inaequalis* (Mall.) [SPENCER, 1963: Figs. 11 a, b] in fact represents a distinct species; I have seen further specimens from Dominica and the Bahamas.

FRICK (1959) included five species belonging to this genus in his *Agromyza* key, in couplets 11 to 13. I now give below a new key of known North American species. A further key will be published later to include both American and neotropical species.



- |                                                                                                                           |                           |   |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|---|
| 1 Pre-scutellars lacking . . . . .                                                                                        | <i>desmodivora</i> n. sp. |   |
| — Well-developed pre-scutellars present . . . . .                                                                         |                           | 2 |
| 2 Frons brown, orbits shining black . . . . .                                                                             | <i>aequalis</i> n. sp.    |   |
| — Frons mat black . . . . .                                                                                               |                           | 3 |
| 3 Dorsal upper orbital bristle shorter than ventral; arista distinctly pubescent; mesonotum distinctly greenish . . . . . | <i>inaequalis</i> (Mall.) |   |
| — Two upper orbitals equal; arista appearing bare; mesonotum largely mat blackish . . . . .                               | <i>viridula</i> (Coq.)    |   |

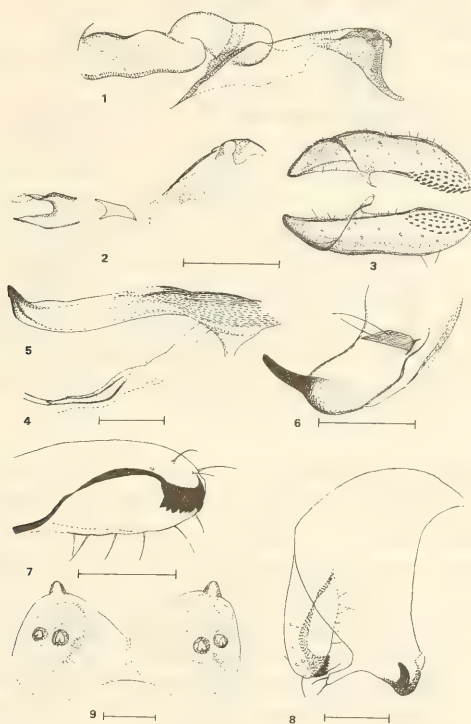


Fig. 1. *Agromyza parvicornis* Lw.: aedeagus.

Figs. 2—3. *Agromyza varifrons* Coq.: 2, aedeagus; 3, cerci.

Figs. 4—9. *Japanagromyza aequalis* n. sp.: 4, aedeagus; 5, ninth sternite; 6, surstylus; 7, cercus; 8, epandrium; 9, posterior spiracles of puparium.

### *Japanagromyza aequalis* n. sp.

Head: frons equal to width of eye, not projecting above eye in profile; two strong equal ors, two equal ori only slightly weaker than ors; orbital setulae fine, sparse, reclinate; jowls one-twelfth vertical height of eye; third antennal segment distinctly covered with short, white pilosity, arista only slightly pubescent.

Mesonotum: two strong dorso-centrals, frequently a third present which is normally short and sometimes developed on one side only; pre-scutellars present, acrostichals relatively sparse, in six rows.

Wing: length 2 to 2.4 mm, costa extending strongly to vein  $m\ 1 + 2$ , last section of  $m\ 4$  two-thirds penultimate, first cross-vein distinctly before midpoint of discal cell.

Legs: fore-tibia with one, mid-tibia with two lateral bristles.

Colour: frons uniformly brown, ocellar triangle and orbits distinctly shining black, mesonotum greenish- or coppery-black, moderately shining, abdomen more distinctly shining; wings somewhat darkened by coarse microtrichia, veins brownish-black; squamae and fringe, also halteres entirely white.

Male genitalia: aedeagus membranous basally, chitinized at sides towards distiphallus, this short, extending only slightly beyond end of chitinization (Fig. 4); ninth sternite rounded, without apodeme, as in *J. desmodivora* (Fig. 11), side-arms unusually broad, upcurved at end (Fig. 5), surstyli curving inwards, not downwards, without bristles (Fig. 6); cerci without internal bristles but with 5 or 6 short black teeth grouped at end (Fig. 7); epandrium with distinctive narrow extension towards cerci (Fig. 8); sperm sac very small, blade linear.

Puparium: pale, straw-coloured, posterior spiracles each with three bulbs on widely-separated, well-defined protuberances (Fig. 9).

Holotype ♂, Florida: Hialeah, emerged 10. X. 1963 ex leaf-mine on *Vigna repens* Baker, collected 30. IX. 1963; paratypes: 1 ♂, 1 ♀, same data as holotype; 4 ♂♂, 4 ♀♀, 12. XI. 1963 ex leaf-mines collected 25. X. 1963, otherwise same data (all C. E. STEGMAIER); Bahamas: Berry Is., Little Harbour Cay, 1 ♀, 1. V. 1953; Darby Is., Exuma Cay, 1 ♀, 18. I. 1953 (leg. HAYDON & GIOVANNOLI); West Indies: Dominica, Layou R. mouth, 1 ♂, 6. II. 1965; 1 ♀, 9. I. 1965 (W. W. WIRTH). Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

This species is readily distinguishable from *J. inaequalis*, which occurs on the same food-plant, by the stronger dorsal orbital bristle, the paler brown frons, the distinctive pilosity on the third antennal segment and the sparser acrostichals; the male genitalia and pupal characters are also entirely distinct.

### *Japanagromyza desmodivora* n. sp.

Head: frons narrow, equal to width of eye, not projecting above eye in profile; two strong ors, two equal, weaker ori, the lower incurved; orbital setulae slight, sparse, reclinate; jowls narrow, one-tenth vertical height of eye; third antennal segment rounded above, flatter below, arista largely bare.

Mesonotum: two dc, pre-scutellars lacking (in one specimen out of 20 examined a single bristle present), acrostichals in some 10 rows.

Wing: length from 1.9 mm in male to 2.2 mm in female, costa extending strongly to vein m 1 + 2, last section of m 4 three-fifths penultimate, first cross-vein well before mid-point of discal cell.

Legs: fore-tibia with one, mid-tibia with two lateral bristles.

Colour: frons mat, brownish-black, orbits darker, black, slightly shining; lunule silvery-greyish; mesonotum largely mat, greyish-black, occasionally faintly greenish, abdomen more obviously grey-green; legs entirely black; wings pale, veins yellowish-white; squamae and fringe silvery-white, halteres white.

Male genitalia: aedeagus as in Fig. 10, basiphallus and base of distiphallus chitinized but area between entirely membranous, distal tubule short, also membranous; ninth sternite as in Fig. 11, without apodeme; surstyli (Fig. 12) short but stout, with some 12 spines; cerci (Fig. 13) with some 20—25 strong spines and unusually long hairs at end; sperm sac as in Fig. 14.

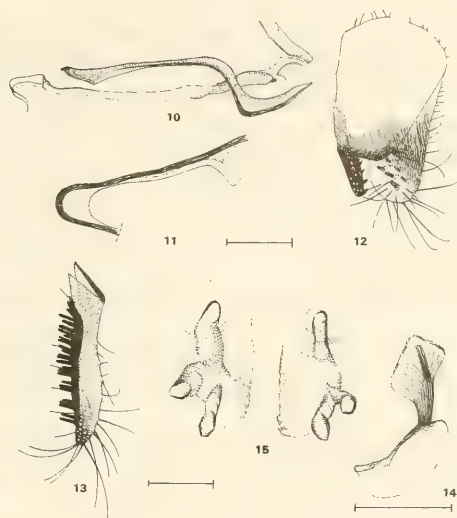
Puparium: orange-brown, deeply segmented, posterior spiracles each with 3 slightly raised bulbs (Fig. 15) lying immediately adjacent to the anal depression.

Leaf-mine: a somewhat irregular blotch, greenish when fresh, becoming brownish to white with age.

Holotype ♂, Florida: Miami, emerged early Nov. 1963 from leaf-mines on *Desmodium tortuosum* (Sw.) Dc. collected 17. X. 1963; paratypes: 3 ♂♂, 8 ♀♀, same

data as holotype; 5 ♂♂, 3 ♀♀, emerged 13. X. 1963 from leaf-mines collected 26. IX. 1963, otherwise same data (all C. E. STEGMAIER). Holotype and paratypes in U.S. National Museum, further paratypes in author's collection.

Empty leaf-mines found on *Desmodium campylocladus* Hemsyl., nr. Bogotá, Colombia, 10. XII. 1958 (SPENCER, 1963, Fig. 103i) very probably represent this species.



Figs. 10—15. *Japanagromyza desmodivora* n. sp.: 10, aedeagus; 11, ninth sternite; 12, epandrium, showing surstylus and cercus; 13, cercus; 14, sperm sac; 15, posterior spiracles of puparium.

### *Japanagromyza inaequalis* (Malloch)

Florida: Hialeah, 1 ♂, Nov. 1965; 1 ♀, 17. IV. 1963; 1 ♀, 8. XII. 1963, all ex leaf-mines on *Vigna repens* (C. E. S.).

The genitalia of the holotype have recently been examined by G. STEYSKAL and it is clear that the illustrations given by SPENCER (1963: Figs. 11 a, b) represent a different, though closely-related species.

The aedeagus of the male from Florida is shown in Fig. 16.

The puparium is also distinctive, somewhat oval, dark brown (as opposed to yellowish in *J. aequalis* on the same host) and the posterior spiracles are shown in Fig. 17.

I have recently seen two females from Dominica, 18.—24. III. 1965 (W. W. WIRTH) clearly representing this species, which is no doubt widespread in the Caribbean.

FRICK (1957: 199) synonymised *A. iridescens* Frost from Puerto Rico with *inaequalis*. I have now examined the holotype from Barro Colorado Is., Panama and can confirm that this is a distinct, substantially larger species than *inaequalis*.

### Genus *Ophiomyia* Braschnikov

One new species, entirely typical of the genus, is described below.

I have also seen a number of caught specimens from the Miami area which clearly represent undescribed species. The species in this genus are extremely difficult to recognise from individual caught specimens and it therefore seems preferable not to describe further species from this material, until longer series, preferably reared, are available.



*Ophiomyia camarae* Spencer

Florida: Hialeah, 2 ♂♂, 8 ♀♀, 17. IV. 1963 ex leaf-mines collected 5. IV. 1963 on *Lantana camara* (C. E. S.).

This is the first United States record of this species, which was described from Trinidad (SPENCER, 1963: 326).

*Ophiomyia lippiae* n. sp.

Head: frons slightly wider than eye, not projecting above eye in profile; two equal ors, two ori also equal but slightly weaker than ors; orbital setulae fine, sparse, reclinate; apex of ocellar triangle extending to level of lower ors; jowls broad, one-fifth vertical height of eye, lower margin straight, vibrissal corner scarcely projecting forwards, forming an angle of approximately  $90^\circ$ ; cheeks broad, extending downwards almost to margin of jowls; vibrissal fasciculus in male long, slender, uniformly curving (Fig. 18); facial keel distinctly bulbous between base of antennae, narrowing below.

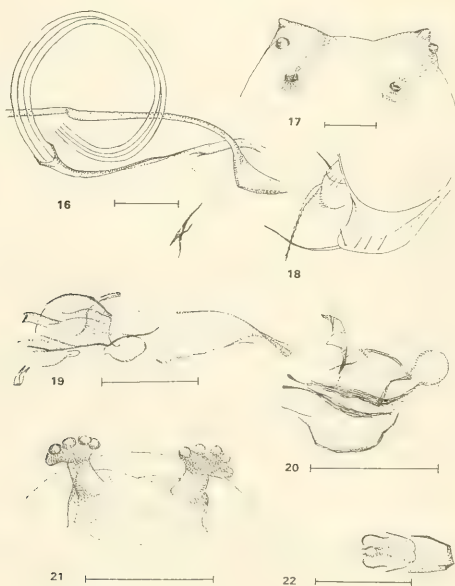
Mesonotum: acrostichals in some 8 to 10 rows in front, only a few scattered hairs extending beyond first dorso-central.

Legs: mid-tibiae with normally a single lateral bristle, occasionally apparently lacking.

Wing: length from 1.5 to 1.9 mm; costa extending strongly to vein  $m\ 1 + 2$ , first cross-vein well beyond midpoint of discal cell, last section of  $m\ 4$  only slightly shorter than penultimate, in ratio 12 : 15.

Colour: entirely black, ocellar triangle and orbits only weakly shining; mesonotum conspicuously, abdomen brilliantly shining black; squamae white, margin slightly darker, pale-brownish; fringe whitish or pale ochrous; halteres black.

Male genitalia: aedeagus highly asymmetrical, as in Figs. 19, 20; surstyli projecting inwards, narrow, with about 6 short, stout teeth at end.



Figs. 16—17. *Japanagromyza inaequalis* (Mall.): 16, aedeagus; 17, posterior spiracles of puparium.

Figs. 18—21. *Ophiomyia lippiae* n. sp.: 18, head; 19, aedeagus, side view; 20, same, ventral view; 21, posterior spiracles of puparium.

Fig. 22. *Melanagromyza bidentis* n. sp.: aedeagus, ventral view.

Puparium: pale, yellowish-white; posterior spiracles on short, raised stalks, each process with five bulbs (Fig. 21).

Holotype ♂, Florida: Miami, 26. VIII. 1963, ex seed *Lippia nodiflora* Michx. collected 24. VIII. 1963; paratypes: 3 ♂♂, 9 ♀♀, same data as holotype; 2 ♀♀, 18.–24. VII. 1963, collected 13. VII. 1963, all C. E. S. Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

*O. lippiae* can be included as follows in the author's (1963) key to neotropical Ophiomyia species:

Couplet 3, second alternative, for *buscki* (Frost) read 3a; add new couplet:

- 3a Jowls narrow, one-eighth eye height; last m 4 section short, two-thirds penultimate; wing length over 2 mm . . . . . *buscki* (Frost)  
 — Jowls broader, one-fifth eye height; last section of m 4 only slightly shorter than penultimate; smaller species, wing length 1.5 to 1.9 mm . . . *lippiae* n. sp.

FRICK's (1959) key to North American species, couplet 6, can be amended as follows to include *O. lippiae*:

Couplet 6, second alternative, for *buscki*, read 6a; add new couplet:

- 6a Jowls narrow, one-eighth eye height; last m 4 section short, two-thirds penultimate; wing length over 2 mm . . . . . *buscki* (Frost)  
 — Jowls broader, one-fifth eye height; last section of m 4 only slightly shorter than penultimate; smaller species, wing length 1.5 to 1.9 mm . . . *lippiae* n. sp.

Examination of the type series shows that this species has a distinctly white squamal fringe, not "brownish-ochrous" as previously believed from the specimens ex alcohol available at that time (SPENCER, 1963: 327).

### Genus *Melanagromyza* Hendel

The material I have been able to study shows this genus to be particularly well represented in southern Florida. Species known hitherto have been in the main internal stem-borers; two new species in this group are now described and four further new species have been identified and are briefly discussed but the formal description is left until additional material becomes available.

Of particular interest has been the discovery of five new species feeding in seed-heads, four of these in Compositae and one in Acanthaceae. Three species, *M. floris* Spencer, *M. minima* (Malloch) and *M. viridis* (Frost) have been further clarified and two new synonymies have been established.

### *Melanagromyza bidentis* n. sp.

A very small species, closely resembling *M. minima*, with following essential characters:

Wing: length normally 1.6 mm, maximum size observed in one of ten specimens 1.7 mm.

Colour: mesonotum shining bluish-green, abdomen shining green; squamae grey, margin and fringe dark, blackish.

Male genitalia: aedeagus in ventral view as in Fig. 22; in side view as illustrated (as *minima*) by SPENCER, 1963: Fig. 33 c; ovipositor of female normal, scarcely elongated.

Holotype ♂, Florida: Miami, City Docks, 18. IX. 1964, ex seeds *Bidens*; Miami, Marine Acoustical, 4 ♂♂, 2 ♀♀, 22. IX. 1964, ex seeds *Bidens*; 2 ♀♀, 28. VIII. 1963, ex seeds *Bidens*; Hialeah, 1 ♂, 2 ♀♀, 28. IX. 1963, ex seeds *Verbesina virginica* L. var. *lacinata* A. Gray, leg. 20. IX. 1963 (all C. E. S.); British Guiana, Mazaruni, clearing, 1 ♂, 14. VIII., 1 ♂, 15. IX. 1937 (RICHARDS & SMART); Costa Rica, San José, 1 ♂, 5. VII. 1915 (H. SCHMIDT). Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

This species is distinguishable from *M. minima* by the somewhat more greenish, rather than bluish coloration of the mesonotum and from *M. minimoides* by its smaller size. The male genitalia are distinctive, exactly agreeing in four specimens examined, with the U-shaped basiphallus always adjoining the chitinized distiphallus complex. The most common host is *Bidens* and there is so far only a single record of *Verbesina* as an alternate host. *M. bidentis* is frequently reared from *Bidens* together with *M. floris* Spencer, which is immediately distinguishable by its white squamal fringe.

In FRICK's (1959) key this species runs to *minima* in the second alternative of couplet 16 which should now be extended as follows, to include also *minimoides*:

- Mesonotum with a greenish or bluish sheen . . . . . 16 a
- 16 a Very small species, wing length not more than 1.9 mm . . . . . 16 b
- Slightly larger species, wing length up to 2.2 mm; mesonotum more mat, greenish; aedeagus with slight gap between basiphallus and distiphallus complex (Fig. 38); ovipositor slightly elongated . . . . . *minimoides* n. sp.
- 16 b Mesonotum predominantly bluish-black; long gap between basiphallus and distiphallus (Fig. 37); ovipositor greatly elongated . . . . . *minima* (Mall.)
- Mesonotum predominantly greenish-black; basiphallus and distiphallus adjoining (Fig. 22); ovipositor not elongated . . . . . *bidentis* n. sp.

In the author's (1963) key to neotropical species *M. bidentis* can be included in amended couplets 17 to 19, together with *M. erechitidis*, *M. minima* and *M. minimoides* as follows: couplet 17, second alternative should now read:

- Smaller species, wing length at most 2.3 mm . . . . . 18
- 18 Orbital setulae in 2 rows, inner row proclinate, outer reclinate; eye slightly pilose in male; wing length 2.3 mm . . . . . *erechitidis* n. sp.
- Orbital setulae in single row, reclinate . . . . . 19
- 19 Very small species, wing length not more than 1.9 mm . . . . . 19 a
- Slightly larger species, wing length up to 2.2 mm; mesonotum more mat, greenish; aedeagus with slight gap between basiphallus and distiphallus complex (Fig. 38); ovipositor slightly elongated . . . . . *minimoides* n. sp.
- 19 a Mesonotum predominantly bluish-black; long gap between basiphallus and distiphallus (Fig. 37); ovipositor greatly elongated (SPENCER, 1963: Fig. 30) . . . . . *minima* (Mall.)
- Mesonotum predominantly greenish-black; basiphallus and distiphallus adjoining (Fig. 22); ovipositor not elongated . . . . . *bidentis* n. sp.

#### *Melanagromyza chaptaliae* n. sp.

Head: frons equal to width of eye, not projecting above eye in profile; 4 orbital bristles, the lower slightly weaker; orbital setulae well developed, mainly reclinate, but a partial, second, inner row present in front, incurved or proclinate; lunule small but slightly higher than semicircle; jowls narrow, about one-tenth vertical height of eye, deepest in centre; eye distinctly pilose in male; third antennal segment small, round, with distinct whitish pubescence, arista appearing almost bare.

Mesonotum: two dorso-centrals, acrostichals rather sparse, in only six rows.

Legs: mid-tibiae normally with two strong lateral bristles.

Wing: length 2.2 mm, costa extending strongly to vein  $m\ 1 + 2$ , first cross-vein slightly beyond centre of discal cell, last section of  $m\ 3 + 4$  three-fifths penultimate.

Colour: frons mat black, ocellar triangle only faintly shining, orbits slightly more so; mesonotum shining, greenish-coppery, abdomen more mat; squamae and fringe silvery-white, margin slightly differentiated, yellowish-brown.



Male genitalia: aedeagus entirely typical of genus, as in Figs. 23, 24; ninth sternite essentially triangular, hypandrial apodeme slightly extended; surstyli rounded at end, with a fringe of short hairs; spermal sac unusually large, as long as ninth sternite.

Puparium: pale orange-yellow, not deeply segmented, with relatively broad bands of minute black tubercles at segment borders; posterior spiracles (Fig. 25) on long projections, each with a strongly chitinized ellipse of nine regular bulbs around the stout but short, black central horn.

Holotype ♂, Florida: Homestead Sub-Tropical Agricultural Experiment Station, emerged 3. XI. 1964 from seed-heads of *Chaptalia dentata* (L.) Cass. leg. 22. I. 1964 (C. E. S.); paratypes: 5 ♂♂, 2 ♀♀, same data. Holotype and 3 paratypes in U. S. National Museum, 4 paratypes in author's collection.

*M. chaptaliae* runs to couplet 3 in Frick's (1959) key, which can now be extended as follows: for *diantherae*, read 3 a; add new couplet:

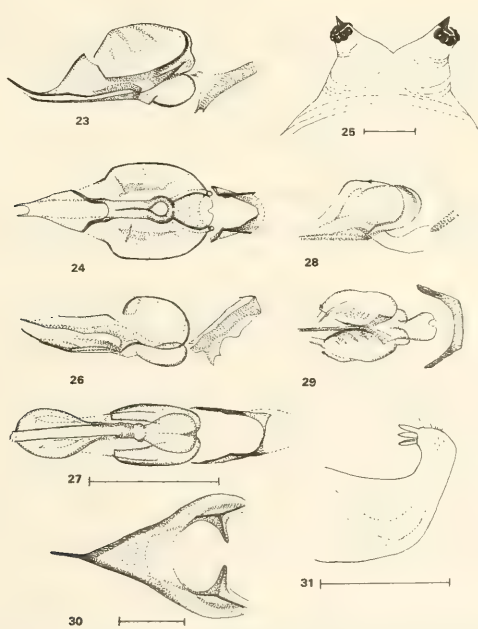
- 3a Large species, wing length 3 to 3.75 mm . . . . . *diantherae* (Malloch)
- Smaller species, wing length 2.2 mm . . . . . *chaptaliae* n. sp.

If the orbital setulae are considered as all reclinate, this species would run to *approximata* (Frost). The exact status of *approximata* can only be established when the male genitalia of the holotype from Guatemala can be examined.

In the author's (1963) key to neotropical species, *M. chaptaliae* runs to couplet 8, which can be extended as follows:

For *floris* Spencer, read 8 a; add new couplet:

- 8a Orbital setulae entirely reclinate; eye bare in both sexes . . . *floris* Spencer
- Orbital setulae proclinate on inner row; eye pilose in male . . . *chaptaliae* n. sp.



Figs. 23—25. *Melanagromyza chaptaliae* n. sp.: 23, aedeagus, side view; 24, same, ventral view; 25, posterior spiracles of puparium.  
Figs. 26—27. *Melanagromyza erechitidis* n. sp.: 26, aedeagus, side view; 27, same, ventral view.  
Figs. 28—31. *Melanagromyza heterothecae* n. sp.: 28, aedeagus, side view; 29, same, ventral view; 30, ninth sternite; 31, surstylus.

*Melanagromyza erechthitidis* n. sp.

Head: frons equal to width of eye, not projecting above eye in profile; two equal ors, upper ori slightly weaker, lower ori slightly weaker than upper; orbital setulae essentially in two rows, outer entirely reclinate, inner largely proclinate (inner row may be reduced to a few hairs in front); lunule normally semicircular, less frequently distinctly higher; jowls broad, one-fifth vertical height of eye, deepest in centre; eye in male with slight pilosity at level of ors; third antennal segment small, normal, arista scarcely pubescent.

Mesonotum: two dc, second behind level of supra-alar; acrostichals in some 10 rows, 4 rows extending to level of first dc.

Legs: mid-tibiae normally with two lateral bristles, occasionally only one.

Wing: length 2.1 to 2.3 mm, costa extending to vein  $m\ 1 + 2$ , first cross-vein slightly beyond midpoint of discal cell, last section of vein  $m\ 4$  three-eighths penultimate.

Colour: frons mat black, orbits and ocellar triangle only weakly shining; mesonotum faintly greenish-coppery, mat, slightly shining from behind, sometimes appearing almost black; abdomen somewhat more shining, greenish-coppery; squamae grey, fringe brownish-black.

Male genitalia: aedeagus as in Figs. 26, 27; surstyli broad on inner margin, with a row of short teeth and several longer hairs at end.

Puparium: yellowish-orange; posterior spiracles scarcely raised above anal segment, each strongly chitinized process with a ring of 12 bulbs around the rudimentary central horn, the two processes separated by three times their own diameter.

Holotype ♂, Florida: Hialeah, emerged 15. IV. 1964 ex seeds of *Erechtites hieracifolia* (L.) Raf; paratypes: 2 ♂♂, 2 ♀♀, same data; 9 ♂♂, 6 ♀♀, Hialeah, emerged 6.-10. II. 1964, ex same host, leg. 31. I. 1964 (all C. E. S.): Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

*M. erechthitidis* runs to couplet 3 in FRICK's (1959) key to North American *Melanagromyza* species, which can now be extended as follows:

For *burgessi*, read 3b; add new couplet:

- 3b Large species, wing length 3 mm . . . . . *burgessi* (Malloch)  
— Smaller species, wing length 2.3 mm . . . . . *erechthitidis* n. sp.

In the author's (1963) key to neotropical species, *M. erechthitidis* runs to couplet 17, as amended on p. 8 above.

*Melanagromyza floris* Spencer

*Melanagromyza floris* Spencer, 1963: 313. Holotype male in U. S. N. M.

This species was described from specimens from Mexico, Costa Rica, Cuba and Puerto Rico. The host-plant has not hitherto been known.

I have now seen numerous specimens reared from seed-heads of *Bidens* in the Miami area, which represent the first record of this species in the United States.

*Melanagromyza heterothecae* n. sp.

Very closely resembling *M. virens* (Loew), cf. SPENCER, 1963: 322, with following essential characters:

Orbits greatly widened, together two-thirds width of frons, orbital setulae in numerous rows, both proclinate and reclinate; arista largely bare; mesonotum largely black, only faintly greenish, abdomen distinctly green; squamae and fringe white; male genitalia: aedeagus as in Figs. 28, 29; ninth sternite with side-arms broadly fused, as in Fig. 30; surstyli projecting conspicuously inwards, with 3 broad, spine-like processes at end (Fig. 31).

Holotype ♂, Florida: Hialeah, 18. VII. 1962, ex stem of *Heterotheca subaxillaris* (Lam.) Britt. and Rusby (C. E. STEGMAIER), in U. S. National Museum.

The only available specimen is in poor condition ex alcohol and when more material becomes available the differences between this species and *M. virens* can no doubt be better defined. The genitalia, however, are distinctive and it is therefore felt justified to describe the species at the present time.

This species runs to couplet 7 in the author's (1963) key to neotropical species, which can now be extended as follows:

First alternative, for *virens* (Loew), read 7 a; add new couplet:

7a Mesonotum largely black, with only faintest greenish tinge; small species, wing length 1.75 mm . . . . . *heterothecae* n. sp.

— Mesonotum distinctly greenish; larger species, wing length 2.2 to 3 mm  
*virens* (Loew)

*M. heterothecae* may be included in FRICK's (1959) key to North American species as follows:

Couplet 4, second alternative, for *virens*, read 4 a; add new couplet 4 a as above.

*Melanagromyza lippivora* n. sp.

Frons: slightly wider than eye, not projecting above eye in profile; two equal ors, three equal inclined ori; orbital setulae sparse, rather long, reclinate; orbits pronounced, occasionally slightly raised at level of antennae; apex of ocellar triangle extending to base of upper ori; jowls broad, one-quarter vertical height of eye, cheeks forming conspicuous ring below eye; eyes bare in both sexes; third antennal segment small, without distinctive pubescence, arista appearing bare.

Mesonotum: two strong dc, with 2 or 3 substantially smaller bristles between second dc and suture; acrostichals long, in some 8 rows in front, ending at level of first dc.

Legs: mid-tibiae with one weak bristle.

Wing: length from 1.75 mm in male to 2.2 mm in female; costa extending to vein m 1 + 2, first cross-vein just beyond midpoint of discal cell; last section of vein m 4 variable, either equal to or two-thirds length of penultimate.

Colour: frons mat black; ocellar triangle only weakly, orbits and cheeks more strongly shining; mesonotum largely mat black, only faintly shining; abdomen variable, either entirely black or with very faint greenish or coppery reflections but never obviously shining green; squamae and fringe white.

Male genitalia: aedeagus as in Figs. 32, 33; ninth sternite somewhat square, with short hypandrial apodeme (Fig. 34); surstyli (Fig. 35) with a few short teeth on inner margin.

Puparium: entirely white or faintly reddish, anal segments conspicuously bending ventrally (Fig. 36); posterior spiracular processes separated by own diameter, each with a ring of nine well-defined bulbs, without trace of central horn or scar.

Holotype ♂, Florida: Hialeah, 10. VI. 1963, caught on *Lippia nodiflora*; paratypes: 2 ♂♂, 2 ♀♀, same data; 1 ♀, 18. VI. 1963, leg. 19. VII. 1963, both ex stem of *Lippia nodiflora* (all C. E. S.). Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

Assuming the abdomen to be entirely black, this species runs to *M. riparella* (Hendel) in couplet 14 of FRICK's (1959) key. If the abdomen of *M. lippivora* is considered to be greenish or coppery, it would run to couplet 6 and is included, together with *M. riparella*, in an extension of this couplet as follows: couplet 6, first alternative, for 7, read 6 a; add new couplet:



- 6a Mesonotum and abdomen with bronzy or greenish metallic sheen . . . . . 7  
 — Mesonotum black, abdomen green or coppery . . . . . 6b  
 6b Abdomen conspicuously shining green; orbits only faintly shining

*riparella* (Hendel)

- Abdomen at most with very faint greenish or coppery reflections; orbits shining black . . . . . *lippivora* n. sp.

*M. lippivora* can be included in an extension of couplet 8 of the author's (1963) key to neotropical *Melanagromyza* species: amend second alternative of couplet 8 as follows:

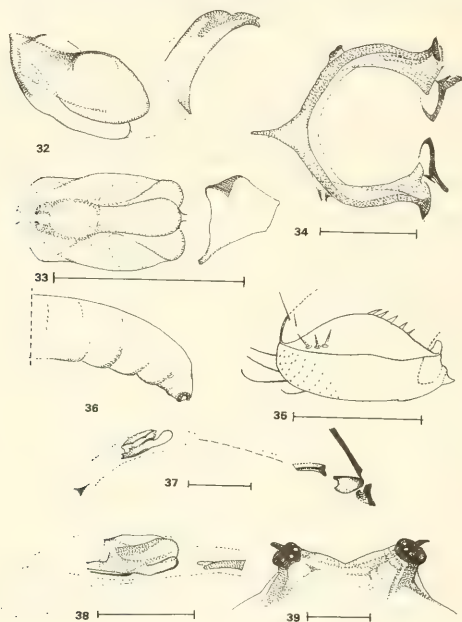
- Jowls broader, one fifth to one-quarter height of eye . . . . . 8a

- 8a Mesonotum entirely black, abdomen black or faintly greenish-coppery

*lippivora* n. sp.

- Mesonotum and abdomen greenish . . . . . 9

Although *M. lippivora* is extremely close morphologically to *M. riparella* I am satisfied from differences in the male genitalia that the two species are distinct.



Figs. 32—36. *Melanagromyza lippivora* n. sp.: 32, aedeagus, side view; 33, same, ventral view; 34, ninth sternite; 35, surstylus; 36, puparium.

Fig. 37. *Melanagromyza minima* (Mall.): aedeagus.

Figs. 38—39. *Melanagromyza minimoides* n. sp.: 38, aedeagus; 39, posterior spiracles of puparium.

### *Melanagromyza minima* (Malloch)

*Agromyza minima* Malloch, 1913: 328. Holotype ♂ in U.S. National Museum.

*Melanagromyza minima* (Malloch), SHEWELL, 1953: 468; FRICK, 1957: 200; 1959: 364; SPENCER, 1963: 317.

*Melanagromyza longicaudalis* Spencer, 1963: 316, **syn. nov.** Holotype ♀ in author's collection.

Florida: Miami, 3 ♂♂, 3 ♀♀, 26. VIII. 1964, ex seed heads of *Wedelia trilobata* Hitch., leg. 18. VIII. 1963, C. E. STEGMAIER.

The genitalia of the holotype of *minima* have now been examined by G. STEYSKAL and it has been found that they are identical to those of specimens reared by STEGMAIER from seed-heads of *Wedelia trilobata* and previously identified as *M. longicaudalis* Spencer. *M. longicaudalis* was described from two females caught on flowers of *Eupatorium odoratum* in Jamaica and the unusually long ovipositor was illustrated by SPENCER (1963: Fig. 30). This is a very small species, with wing length from 1.6 to 1.9 mm.

The series reared from *Wedelia* has provided the first males to be positively associated with the females having this long ovipositor. The aedeagus of a male from *Wedelia* is shown in Fig. 37. The distinctive feature is the very long gap between the basiphallus and chitinized distiphallus complex. *M. longicaudalis* Spencer can thus now be synonymised with *minima* (Malloch).

Although specimens have been caught on flowers of *Bidens* and *Eupatorium*, this cannot in itself be taken as evidence that these are hosts. In ten separate rearings carried out by STEGMAIER in the Miami area from *Bidens* and *Eupatorium* no specimens of *minima* have been obtained and the only certain host is thus *Wedelia trilobata*.

Numerous specimens of two further very similar species, but without the long ovipositor, have in the past been incorrectly identified as *minima* both by myself and earlier by FRICK and the genitalia of these two species were illustrated as *minima* by SPENCER, 1963: Figs. 33c and d. These species are described in this paper as *bidentis* and *minimoides*.

*M. minima* can be immediately distinguished by the extended aedeagus and unusually long ovipositor from both *bidentis* and *minimoides*; it is also distinguishable from *minimoides* by the smaller size and more shining bluish mesonotum.

#### *Melanagromyza minimoides* n. sp.

Head: frons approximately equal to width of eye, not projecting above eye in profile; four orbital bristles, normally equal, orbital setulae reclinate; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending slightly beyond level of lower ors; jowls one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Wing: length from 1.9 to 2.2 mm; costa extending strongly to vein  $m\ 1 + 2$ , last section of  $m\ 4$  two-thirds penultimate.

Colour: head black, mesonotum blackish-green, slightly shining particularly when viewed from rear, abdomen more brilliantly shining green; squamae grey, margin and fringe blackish-brown.

Genitalia: aedeagus in side view as in Fig. 38, in dorsal view as illustrated by SPENCER, 1963: Fig. 33c, with small but distinct gap between U-shaped basiphallus and chitinized distiphallus complex; ovipositor only slightly elongated, cf. SPENCER, 1963: Fig. 33a.

Puparium: posterior spiracular processes (Fig. 39) strongly chitinized, black, appreciably projecting beyond anal segment, separated by three times own diameter, each consisting of a ring of nine bulbs around a well-developed horn.

Holotype ♂, Florida: Hialeah, 10.-14. II. 1964, ex seeds of *Verbesina* sp., leg. 2. II. 1964 (C. E. S.); 2 ♂♂, Miami, Watson Is., 21.-24. II. 1963, ex seeds *Melanthera deltoidea* Michx., leg. 18. II. 1964 (E. W. GOLSEN); 1 ♂, 1 ♀, Rockledge, 29. I. 1964, ex seeds same host (G. DESSIN); 15 exx., Miami, Dodge Is., emerged 4.-19. III. 1966 ex seed-heads of *Borrchia frutescens* (L.) DC, leg. 2. III. 1966 (C. E. S.).

Two females from British Guiana, Mazaruni, 14. VIII. 1937 (RICHARDS and SMART) are considered to represent this species but are not placed as paratypes.

Although this species has in the past been confused with *M. minima* it is distinguishable by its larger size, the male genitalia and the shorter ovipositor in the female; the mesonotum is somewhat less shining and more greenish rather than bluish.

Known hosts are *Borrchia*, *Melanthera* and *Verbesina* but it seems probable that it may feed on other genera of the Compositae, particularly in the tribe Heliantheae.

*M. minimoides* is included in FRICK's (1959) key and the author's (1963) key in extensions including also *M. bidentis* on p. 8.

*Melanagromyza riparella* (Hendel)

*Agromyza riparia* Malloch, 1915 a: 105.

*Agromyza riparella* Hendel, 1923: 145.

*Melanagromyza riparella* (Hendel), FRICK, 1952: 379; 1959: 365.

I have examined two male paratypes from Urbana, Ill. MALLOCH's description, although detailed and accurate, made no mention of the colour of this species. The mesonotum is uniformly mat black, with no trace of metallic sheen but the abdomen is conspicuously shining green. This coloration is found in *M. cunctans* (Mg.) in Europe feeding on Leguminosae (cf. SPENCER, 1966 a: 17). FRICK assumed the species to be entirely black and it is consequently incorrectly included in his (1959) key in couplet 14. It can now be included in the extension to couplet 6 given on p. 12.

The genitalia show only small differences from *M. lippivora* but the surstyli (Fig. 40) are distinctive in bearing a row of unusually long hairs.

*Melanagromyza ruelliae* n. sp.

Head: frons not projecting above eye; four orbital bristles, the upper ors slightly weaker than the lower and similar to the two ori; orbital setulae numerous, reclinate, extending from before lower ori to upper ors; ocellar triangle broad, greatly enlarged, apex extending almost to margin of lunule; jowls narrow, slightly variable, but normally about one-twelfth vertical height of eye; arista slightly pubescent.

Legs: mid-tibiae with two weak lateral bristles.

Wing: length variable, normally 2.4 mm in males and females, but males occasionally as small as 1.9 mm; costa extending strongly to vein m 1 + 2, first cross-vein at midpoint of discal cell, last section of m 4 three-fifths penultimate.

Colour: frons mat black, ocellar triangle brilliantly shining green or blue, orbits moderately shining black; mesonotum strongly shining, green, blue or greenish-blue, abdomen more consistently green; squamae and fringe white.

Male genitalia: aedeagus as in Figs. 41, 42; basiphallus strongly chitinized at sides, membranous centrally; ninth sternite (Fig. 43) with greatly elongated hypandrial apodeme; surstyli (Fig. 44) with row of some 20 strong spines.

Puparium: bright orange; posterior spiracles separated by slightly more than own diameter, each with an ellipse of 7 irregular bulbs surrounding a small central scar, distinctly protruding above anal segment (Fig. 45).

Holotype ♂, Florida: Miami, emerged 26. VIII. 1963 ex seeds of *Ruellia brittoniana* Leonard, collected 23. VIII. 1963; paratypes: 5 ♂♂, 2 ♀♀, same data as holotype; 3 ♂♂, 1 ♀, emerged 28. IX. 1963, collected 24. IX. 1963, ex same host; 1 ♂, 1 ♀, Hialeah, 15. XI. 1964, ex *R. caroliniensis* (Walt.) Steud.; 3 ♂♂, 5 ♀♀, Hialeah, emerged 28. IV.-7. V. 1964, ex seeds *Blechnum pyramidatum* (Lam.) Urban, collected 21. IV. 1964; 2 ♂♂, Hialeah, 8. VII. 1964, ex *Stroebilanthes* sp., collected 2. VII. 1964 (all C. E. S.). Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

In FRICK's (1959) key to North American *Melanagromyza* species, *M. ruelliae* runs to couplet 11 which should be extended as follows: for *viridis*, read 11 a; add new couplet:

- |                                                                |                        |
|----------------------------------------------------------------|------------------------|
| 11 a Ocellar triangle shining black . . . . .                  | <i>viridis</i> (Frost) |
| — Ocellar triangle brilliantly shining greenish-blue . . . . . | <i>ruelliae</i> n. sp. |



*M. ruelliae* runs to couplet 5 in the author's (1963) key to neotropical *Melanagromyza* species, which can now be extended as follows: for *helianthi*, read 5 a; add new couplet:

- 5a Ocellar triangle shining black . . . . . *viridis* (Frost)  
— Ocellar triangle shining greenish-blue . . . . . *ruelliae* n. sp.

*M. ruelliae* is remarkably similar to *M. obtusa* (Malloch), a seed-feeder on Leguminosae, which is only known from the Oriental and Ethiopian regions. The two are clearly sister-species, resembling each other in male genitalia, larval characters and general morphology, in particular in having the enlarged, shining-green ocellar triangle.

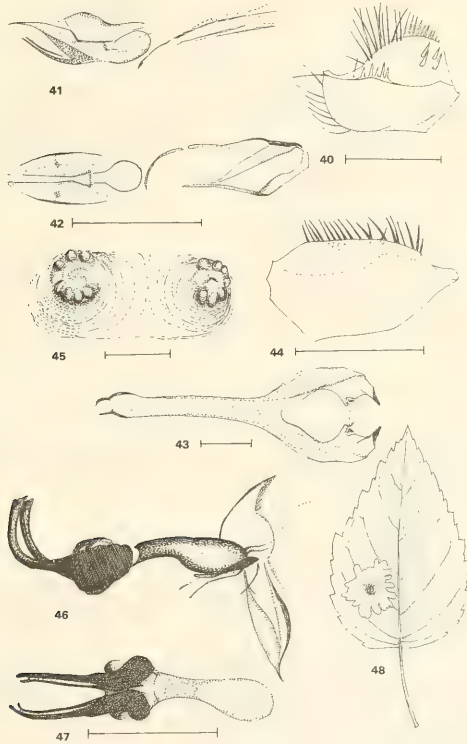


Fig. 40. *Melanagromyza riparella* (Hend.): surstylus.

Figs. 41—45. *Melanagromyza ruelliae* n. sp.: 41, aedeagus, side view; 42, same, ventral view; 43, ninth sternite; 44, surstylus; 45, posterior spiracles of puparium.

Figs. 46—48. *Calycomyza hyptidis* n. sp.: 46, aedeagus, side view; 47, same, ventral view; 48, leaf-mine on *Hyptis pectinata*.

*Melanagromyza viridis* (Frost)

*Agromyza viridis* Frost, 1931: 277. Holotype ♂ in U. S. National Museum.

*Melanagromyza viridis* (Frost), Frick, 1952: 380.

*Melanagromyza helianthi* Spencer, 1963: 314, **syn. nov.** Holotype ♂ in U. S. National Museum.

The type series of *viridis* was reared from seeds of *Zinnia* sp. in southern California. The holotype of *helianthi* was reared from sunflower heads in Cuba and paratypes were seen from Mexico and Trinidad.

I have now examined the genitalia of a specimen of *viridis* from California, Saticoy, 17. IX. 1947, ex *Zinnia* seeds (M. W. STONE) and have confirmed that *M. helianthi* is synonymous with *M. viridis*.

*M. viridis* is common in the Miami area and apart from *Zinnia* I have also seen specimens reared from *Calendula*, *Helianthus* and *Tithonia* (all C. E. STEGMAIER).

*Melanagromyza* sp. (*Heliotropium*)

Florida: Hialeah, 2 ♀♀, Nov. 1964, ex stems *Heliotropium levenworthii* Torr. (C. E. S.). This is a shining greenish species, similar to but slightly larger than, *M. florisi* Sp. The posterior spiracles of the puparium confirm that it represents an undescribed species but the formal description should best wait until further material, including males, is available.

*Melanagromyza* sp. (*Sida*)

Florida: Hialeah, 1 ♂, 4. II. 1963, ex *Sida rhombifolia* L. (C. E. S.). This is a small shining black species, which is undescribed. However, it was not established whether the specimen emerged from the stem or the flower-head and no pupal case is available. I do not therefore propose to describe the species at the present time.

*Melanagromyza* sp. (*Tagetes*)

Florida: Hialeah, 1 ♀, 13. VI. 1963; 1 ♀, 18. X. 1963, both ex stem *Tagetes* sp. (C. E. S.). This is a brilliantly shining greenish species, with broad orbits and distinctly elongated ocellar triangle. The pupal spiracles are distinctive. I do not however propose to describe the species until the genitalia of a reared male can be illustrated.

*Melanagromyza* sp. (*Verbena*)

Florida: Hialeah, puparium, 2. IV. 1964, ex stem of *Verbena scabra* Vahl.

Examination of the genitalia of the unemerged male from this puparium confirm that this represents a further undescribed species.

Genus *Calycomyza* Hendel

FRICK (1956; 1959) accepted *Calycomyza* as a sub-genus of *Phytobia* Lioy but NOWAKOWSKI (1962) rightly split up *Phytobia* s. lat. and raised *Calycomyza* to full generic rank.

Three new species, *C. hyptidis*, *C. melantherae* and *C. stegmaieri* are described below. STEGMAIER has found the neotropical species *C. ipomaeae* (Frost) to be common in the Miami area. Also I am now satisfied that FRICK (1956: 287) when incorporating *C. verbenae* (Hering) in his key must have had before him specimens of the much paler species, *C. verbenivora* Spencer, 1963. These five species are incorporated below into FRICK's (1959) key to North American species and the three new species are incorporated, with further amendments, into the author's (1963) key to neotropical species.

The differences between many species in this genus are externally slight. When examining a series a positive identification will normally be possible but this may not be possible with individual caught specimens. The male genitalia, fortunately, are strikingly distinctive.

*Calycomyza hyptidis* n. sp.

Head: orbits faintly darkened to dorsal upper-orbital; face greyish-yellow in upper half, distinctly yellow below; arista long, equal to vertical height of eye.

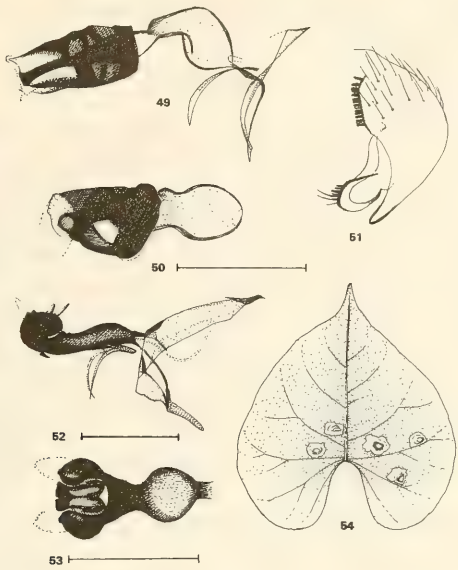
Mesonotum: shining black, acr in 6 rows.

Wing: length about 2 mm, last section of vein m 4 over twice length of penultimate, in ratio 25 : 11.

Legs: black but fore-knees bright yellow.

Male genitalia: aedeagus distinctive, as in Figs. 46, 47.

Leaf-mine: an upper surface, star-shaped blotch, with a mass of black frass accumulated in centre (Fig. 48); pupation externally.



Figs. 49—51. *Calycomyza melantherae* n. sp.: 49, aedeagus, side view; 50, same, ventral view; 51, surstylus.

Figs. 52—54. *Calycomyza stegmaieri* n. sp.: 52, aedeagus, side view; 53, same, ventral view; 54, leaf-mine on *Calonyction aculeatum*.

Holotype ♂, Florida: Hialeah, emerged 17. XII. 1963 ex leaf-mine on *Hyptis pectinata* (L.) Poir., leg. 26. XI. 1963; paratypes: 3 ♂♂, 2 ♀♀, same data as holotype; 3 ♂♂, 5 ♀♀, emerged 27. XI. 1963, leaf-mines leg. 13. XI. 1963; 5 ♂♂, 1 ♀, emerged 15. XI. 1964, leg. 2. XI. 1964 (all C. E. STEGMAIER). Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

In FRICK's (1959) key to North American species *C. hyptidis* and *C. melantherae* run to couplet 13, which may be extended as follows [to include also *C. ipomaeae* (FROST)]:

- 13 Last section of vein m 4 less than twice length of penultimate *ipomaeae* (Frost)
- Last section of vein m 4 2 to 2½ times length of penultimate . . . . . 14
- 14 Fore-knees at most faintly yellowish . . . . . 15
- Fore-knees bright yellow . . . . . 16
- 15 Last section of vein m 4 2½ times length of penultimate; third antennal segment with conspicuous whitish pubescence . . . . . *ambrosiae* Frick
- Last section of vein m 4 twice length of penultimate; third antennal segment with normal pubescence . . . . . *melantherae* n. sp.
- 16 Face entirely yellow . . . . . *verbenivora* Spencer
- Face greyish-yellow in upper half . . . . . *hyptidis* n. sp.

*C. hyptidis* and *C. melantherae* can be included in an extension to couplet 15 of the author's key (1963: 338) to neotropical species as follows:



- 15 Last section of vein m 4 less than double length of penultimate *ipomaeae* (Frost)  
 — Last section of vein m 4 more than double length of penultimate . . . . . 15a  
 15a Fore-knees bright yellow . . . . . *hyptidis* n. sp.  
 — Fore-knees at most faintly yellow . . . . . 15b  
 15b Aedeagus as in SPENCER (1963: Fig. 63a) . . . . . *irreperta* Spencer  
 — Aedeagus as in Figs. 49, 50 . . . . . *melantherae* n. sp.

*Calycomyza melantherae* n. sp.

Extremely close to *C. ambrosiae* Frick, with following essential characters:

Orbits black to dorsal upper orbital, face yellow below, somewhat darkened above; third antennal segment round, without conspicuous pubescence (arista missing in only available specimen); mesonotum brilliantly shining black, acr in 6 rows; legs black, only fore-knees faintly yellow; wing length 1.7 mm, last section of vein m 3+4 twice length of penultimate; squamae and fringe black.

Male genitalia: aedeagus highly asymmetrical, as in Figs. 49, 50; surstyli typical of the genus, as in Fig. 51.

Leaf-mine: a regular, primary blotch, appearing brownish with age.

Holotype ♂, Florida: Miami, 24. XI. 1963, ex leaf-mine on *Melanthera deltoidea* Michx., leg. 8. XI. 1963 (C. E. STEGMAIER), in U. S. National Museum.

The genitalia of *C. melantherae* and *C. ambrosiae* are entirely distinct.

*Calycomyza stegmaieri* n. sp.

Closely resembling *C. ipomaeae* (Frost), with following essential characters:

Head: orbits darkened at least to upper, normally to lower ors; arista unusually long, only slightly less than eye height.

Mesonotum: dull-black, acrostichals sparse, in only 4 rows.

Legs: almost entirely black, fore-femur faintly yellowish.

Wing: length 1.6 mm, discal cell small, last section of vein m 3+4 slightly more than twice length of penultimate.

Male genitalia: aedeagus as in Figs. 52, 53.

Leaf-mine: a small, circular blotch, with strips of black frass deposited in an almost regular spiral (Fig. 54).

Holotype ♂, Florida: Hialeah, 29. X. 1963, ex leaf-mine on *Calonyction aculeatum* (L.) House; paratypes: 3 ♂♂, same data as holotype; 5 ♂♂, 7 ♀♀, 6.-10. VI. 1963, ex same host collected May, 1963 (all C. E. S.). Holotype and paratypes in U. S. National Museum, further paratypes in author's collection.

*C. stegmaieri* runs to *cynoglossi* in FRICK's (1959) key; couplet 8 should now be extended as follows:

Couplet 8, second alternative, for *cynoglossi* read 8a; add new couplet:

- 8a Mesonotum entirely dull black . . . . . *stegmaieri* n. sp.  
 — Mesonotum shining . . . . . *cynoglossi* Frick

In the author's (1963) key to neotropical species, *C. stegmaieri* runs to couplet 18 which should be extended as follows:

Couplet 18, for *egregia*, read 18a; add new couplet:

- 18a Small species, wing length less than 2 mm; mesonotum dull black . . . . . *stegmaieri* n. sp.  
 — Larger species, wing length 2.4 mm . . . . . *egregia* Spencer

*C. stegmaieri* can occur on the same plant together with *C. ipomaeae* but the two species are readily distinguishable as follows:

|              | <i>C. stegmaieri</i>                     | <i>C. ipomaeae</i>                                     |
|--------------|------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| Wing length  | 1.6 mm                                   | 2—2.3 mm                                               |
| Acrostichals | 4 rows                                   | 6 rows                                                 |
| Mesonotum    | dull black                               | more shining                                           |
| vein m 3+4   | last section more than twice penultimate | last section less than twice penultimate               |
| leaf-mine    | primary circular blotch                  | irregularly linear, sometimes forming secondary blotch |

### Genus *Liriomyza* Mik

STEGMAIER's work has shown the most common species in Florida to be *L. munda* Frick and *L. trifolii* (Burgess); both are polyphagous and occur on a wide range of host-plants. *L. commelinae* (Frost) and *L. schmidtii* (Aldrich) have been reared on several occasions and have not previously been recorded in the United States. *L. sorosis* (Williston) is a further common, variable species, with a wide host range. Full data on the rearing of these species will be published later by STEGMAIER.

### *Liriomyza pictella* (Thomson)

Florida: Gainesville, 1 ♂, 2 ♀♀, 15. IV. 1964, ex leaf-mines on *Trifolium incarnatum* L.; 1 ♂, 24. IV. 1964, ex *T. repens* L.; Quincy, 1 ♀, 13. V. 1964, ex crimson clover (all D. H. HABECK).

These specimens agree closely with the holotype from California; the aedeagus of the holotype was illustrated by SPENCER, 1965: Figs. 5a, b. The host-plant of this species has not hitherto been known and it has not previously been reared.

### References

- FRICK, K. E., 1952, A generic revision of the family Agromyzidae (Diptera), with a catalogue of new world species. — Univ. Calif. Publ. Ent. 8: 339—452.
- 1956, Revision of the North American *Calycomyza* species north of Mexico: (Agromyzidae Diptera). — Ann. Ent. Soc. Amer. 49: 284—300.
- 1957, Nomenclatural changes and type designations of some New World Agromyzidae (Diptera). — Ann. Ent. Soc. Amer. 5: 198—205.
- 1959, Synopsis of the species of Agromyzid leaf-miners described from North America (Diptera). — Proc. U. S. Nat. Mus. 108: 347—465.
- FROST, S. W., 1924, A Study of the leaf-mining Diptera of North America. — Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir 78: 1—228.
- 1931, New North American Agromyzidae. — Canadian Ent. 63: 275—277.
- HENDEL, F., 1923, Neue europäische *Melanagromyza*-Arten (Dipt.). — Konowia 2: 142—145.
- 1931—1936, Agromyzidae in LINDNER, Flieg. pal. Reg. 6: 1—570.
- MALLOCH, J. R., 1913, A revision of the species in *Agromyza* Fallén and *Cerodontha* Rondani (Diptera). — Ann. Ent. Soc. Amer. 6: 269—340.
- 1915 a, Flies of the genus *Agromyza*, related to *Agromyza virens*. — Proc. U. S. Nat. Mus. 49: 103—108.
- 1915 b, North American Diptera. — Canadian Ent. 47: 12—16.
- MELANDER, A. L., 1913, A synopsis of the dipterous groups Agromyzinae, Milichiinae, Ochthiphilinae, and Geomyzinae. — J. New York Ent. Soc. 21: 219—300.
- NOWAKOWSKI, J. T., 1960, Studien über Minierfliegen (Diptera, Agromyzidae). 5. Eine neue Art von *Agromyza* Fall. aus Jugoslawien. — Bull. Ent. Pologne 30 (19): 367—379.
- 1962, Introduction to a Systematic Revision of the Family Agromyzidae (Diptera). — Ann. Zool. Warsaw 20: 67—183.
- SHEWELL, G. E., 1953, Notes on the Types of some American Agromyzidae (Diptera). — Canadian Ent. 85 (12): 462—470.
- SPENCER, K. A., 1963, A Synopsis of the Neotropical Agromyzidae (Diptera). — Trans. R. ent. Soc. Lond. 115: 291—389.

- SPENCER, K. A., 1965, A clarification of the status of *Liriomyza trifolii* (Burgess) and some related species. — Proc. Ent. Soc. Washington 67: 32—40.
- 1966 a, A revision of European species of the genera *Melanagromyza* Hendel and *Hexomyza* Enderlein, with a supplement on the genus *Ophiomyia* Braschnikov. — Beitr. Ent. 16 (1/2): 3—60.
- 1966 b, Notes on European Agromyzidae (Diptera). — 1. Beitr. Ent. 16 (3/4): 285—309.
- STROBL, P. G., 1900, Dipterenfauna von Bosnien, Hercegovina und Dalmatia. — Wiss. Mitt. Bosnien u. Hercegovina 7: 552—670.

Anschrift des Verfassers:

Kenneth A. Spencer, 19, Redington Road, Hampstead, London, N. W. 3, England



57410645  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. September 1966

Nr. 159

## Atemwege und Schädelbau der Fische

Von Gerd von Wahlert, Ludwigsburg

Mit 34 Abbildungen

### Inhalt

|                                                             | Seite |
|-------------------------------------------------------------|-------|
| 1. Einleitung: Fragestellungen und Ansätze . . . . .        | 1     |
| 2. Die passive Atmung der Haie                              |       |
| 2.1. Beobachtungen und biomechanische Folgerungen . . . . . | 2     |
| 2.2. Experimentelle Untersuchungen . . . . .                | 9     |
| 2.3. Erörterungen . . . . .                                 | 14    |
| 3. Die Nasen-Mund-Rinnen                                    |       |
| 3.1. Fragestellungen . . . . .                              | 15    |
| 3.2. Vorkommen und Ursprung . . . . .                       | 15    |
| 3.3. Funktion und biologische Bedeutung . . . . .           | 20    |
| 3.4. Parachoanen, Pseudochoanen und Choanen . . . . .       | 22    |
| 4. Die Spritzlöcher                                         |       |
| 4.1. Fragestellungen . . . . .                              | 26    |
| 4.2. Vorkommen . . . . .                                    | 27    |
| 4.3. Funktion und biologische Bedeutung . . . . .           | 29    |
| 4.4. Akzessorische Atemwege bei anderen Fischen . . . . .   | 30    |
| 4.5. Evolution und evolutorische Rolle . . . . .            | 32    |
| 5. Die Nasengänge der Teleostomi                            |       |
| 5.1. Der Tränengang . . . . .                               | 34    |
| 5.2. Die äußeren Nasenöffnungen . . . . .                   | 36    |
| 6. Zusammenfassung und Ausblick . . . . .                   | 36    |
| 7. Summary . . . . .                                        | 39    |
| 8. Literatur . . . . .                                      | 39    |

### 1. Einleitung: Gegenstand, Ansätze und Ziel der Untersuchungen

Im Verlauf evolutionsbiologischer Untersuchungen an Fischen (v. WAHLERT 1955 und später) ergab sich die Notwendigkeit, die Atmung der Haie und Rochen genauer zu untersuchen. Die Beobachtung lebender Haie und die vergleichende Untersuchung konservierten Materials führte insbesondere zu folgenden Fragen:

- a) Bei der passiven Atmung schneller Haie (v. WAHLERT 1964 a, b) ist der Atemreflex offensichtlich unterdrückt. Woran liegt das?
- b) Bei vielen Haien und Rochen bestehen grubenförmige oder rinnenförmige Verbindungen zwischen Nase und Mund. Was ist ihre Funktion und deren biologische Bedeutung, und sind sie für die Elasmobranchier ursprünglich oder nicht?
- c) Nach allgemeiner Auffassung sind die Spritzlöcher aus den ersten Kiemenpalten entstanden, als diese bei der Anlagerung des Hyoidbogens an den Mandibularbogen nach oben abgedrängt wurden; eine neue eigene Funktion sollen diese Kiemenpaltenrudimente jedoch erst viel später bei einigen Elasmobranchiern, darunter den Rochen, gefunden haben. Diese Auffassung erscheint in einigen Punkten unhaltbar, insbesondere hinsichtlich der funktionellen Deutung; diesem Problem war nachzugehen.

Für die experimentelle Klärung dieser Fragen stellte das Kultusministerium des Landes Baden-Württemberg einen Arbeitsplatz an der Zoologischen Station Neapel und eine Beihilfe, die ANTON-UND-REINHARD-DOHRN-Stiftung Neapel ein Stipendium zur Verfügung. Beiden Stellen sei auch hier dafür gedankt.

Die Ergebnisse der Untersuchungen ergaben über die gesuchten Antworten hinaus neue Einsichten in die funktionelle Anatomie des Schädels der Gnathostomen und ihre Phylogenie. Sie sind hier im Anschluß an die Untersuchungen an Haien und Rochen dargestellt worden. Ihre weitere Bearbeitung kann durch die Untersuchung einer inzwischen vom Staatlichen Museum für Naturkunde erworbenen *Latimeria chalumnae* J. L. B. Smith erfolgen, für deren Beurteilung die hier vorgelegten Befunde neue Gesichtspunkte ergeben haben.

## 2. Die passive Atmung der Haie

### 2.1. Beobachtungen und biomechanische Folgerungen

Als Atemmechanik der Haie war bisher nur die aktive, mit Mundhöhlen- und Kiemenhöhlenpumpe arbeitende Wasserförderung bekannt. Ein Atemvorgang verläuft in drei Zeiten (nach BERTIN 1958):

- a) Öffnen des Mundes, Erweitern der Mundhöhle, dabei Verschuß der Kiemenspalten durch ihre äußeren Septen, die durch den Mundhöhlensog (Unterdruck innen) und unverminderten Außendruck angepreßt werden; Ansaugen von Wasser in den Mund.
- b) Schließen des Mundes, Abdichten des Mundspaltes durch die häutigen Atemfalten, die auf der Innenseite der Kiefer stehen und nun gegen die Zähne gepreßt werden; Verengung der Mundhöhle, Erweiterung der Kiemenhöhlen: Weiterleitung des Atemwassers in die Kiemenhöhlen.
- c) Weitere Kontraktion der Mundhöhle, Kontraktion der Kiemenhöhlen, Öffnen der Kiemenspalten durch Abspreizen der äußeren Septen: Ausatmen.

Neben dieser aktiven gibt es aber auch wie bei manchen Knochenfischen eine passive Atmung. Sie nützt den Wasserdurchtritt aus, der beim schnellen Schwimmen durch Mund und Kiemen erfolgt, ohne daß diese aktive Pumpbewegungen auszuführen brauchen. Bei Makrelen hat das dazu geführt, daß die der Atemwasserförderung dienende Muskulatur der Kiemendeckel rückgebildet ist (siehe dazu BERTIN 1958). Die passive Atmung wurde von mir 1963 an Sandhaien (*Carcharias taurus* Rafinesque) in den Marine Studios St. Augustine, Florida, und im Aquarium der New York Zoological Society, New York, beobachtet (v. WAHLERT 1964 a).

Die beobachteten Tiere waren in beiden Fällen etwa 2 m lang. Beim Liegen auf dem Grund und im langsamen Schwimmen zeigten sie die bekannte Pumpatmung. Beim schnelleren Schwimmen unterblieben die aktiven Bewegungen aber: Der Mund war leicht geöffnet, und die Kiemensepten zeigten durch ein schnelles Flattern einen kontinuierlich durchtretenden Wasserstrom an.

Bei den Sandhaien des New Yorker Aquariums ließ sich die Abhängigkeit der passiven Atmung von der Geschwindigkeit besonders gut beobachten. Die Tiere schwammen in einem etwa 10 m langen Schaubecken in Achten. Der eine lange Weg führte über die ganze Beckenlänge etwas nach oben; dort schwammen sie eine Wendung und dann schräg in die andere Beckenhälfte, nach deren Durchmessen sie wieder wendeten. Bei der leicht nach unten führenden Strecke wurden sie schneller als sonst und gingen dabei regelmäßig von der aktiven zur passiven Atmung über.

Die Erklärung dafür liegt auf der Hand: Die aktiven Atembewegungen können aussetzen, wenn das passiv durchtretende Wasser die Kiemen ebensogut oder besser versorgt. Die durchströmende Wassermenge hängt vom Staudruck am Munde ab, und

der Staudruck wächst mit dem Quadrat der Geschwindigkeit ( $p = \frac{m}{2} \cdot v^2$ ). Es ist also zu erwarten, daß die Voraussetzung des passiven Wasserdurchtrittes bei beschleunigtem Schwimmen sehr plötzlich gegeben ist.

Nach der Beobachtung der passiven Atmung bei Sandhaien wurde mir ihr Vorkommen bei Zitronenhaien (*Negaprion brevirostris* [Poey]) von Dr. E. CLARK bestätigt, der Leiterin des Cape Haze Marine Laboratory, Sarasota, Florida. Dr. CLARK erinnerte sich bei einer Diskussion meiner Beobachtung daran, daß die von ihr langjährig gehaltenen und beobachteten Zitronenhaie Atembewegungen nur im Ruhen und langsamen Schwimmen erkennen ließen. Nachträglich erfuhr ich ferner, daß diese Feststellung am Zitronenhai auch schon von P. GILBERT in seinen „Electrocardiographic Studies of Free-Swimming Sharks“ (1963) publiziert worden ist: Während des aktiven Schwimmens fehlten die Kiemenbewegungen, da das Wasser kontinuierlich durch den offenen Mund und die Kiemenspalten strömte.

Da bei allen schnell genug schwimmenden Haien die gleichen physikalischen Bedingungen vorliegen, kann die passive Atmung wohl unbedenklich ihnen allen zugeschrieben werden. Dr. NIGRELLI, Aquarium New York, sah in der ihm bei Sandhaien vorgeführten passiven Atmung sofort einen mutmaßlichen Schlüssel für die schlechten Erfolge bei der Haltung größerer Haiarten, insbesondere des Blauhaies (*Prionace glauca* [Linnaeus]). Blauhaie können in hinreichend großem Freilandbecken zwar einige Wochen gehalten werden und nehmen auch Futter an, gehen dann aber ein; dieser Sachverhalt wurde mir auch von Mr. CLIFF TOWNSEND, Marine Studios St. Augustine, geschildert. NIGRELLI hält es für möglich, daß Blauhaie unter diesen Bedingungen nie die Geschwindigkeit erreichen können, die ihnen eine passive Atmung und damit — bei hinreichend großer Geschwindigkeit — eine besondere kräftige Durchspülung der Kiemen ermöglichen würde; vielleicht ist diese nur so erreichbare Kiemenbewässerung für diese Tiere unentbehrlich. Ähnliches gilt für Hammerhaie vielleicht noch stärker und schon in kürzerem Zeitraum. Dr. CLARK berichtete mir jedenfalls, daß über Nacht an der Long-Line gefangene Hammerhaie morgens regelmäßig tot wären, während mit ihnen geangelte Sandhaie noch ungeschwächt lebten. Eine mögliche Erklärung sehen wir darin, daß die Hammerhaie, an der Fortbewegung gehindert, aber durch die Fixierung am Haken erregt, den unter Streß notwendigen Atemwasserbedarf durch aktive Pumpbewegungen nicht decken können und so ersticken. Gründe dafür, daß für Hammerhaie die passive Atmung möglicherweise eine größere Rolle spielt als für andere Haie, werden wir nachher noch angeben.

Der Stoffwechsel eines Organismus wächst mit seinen physiologischen Leistungen, der eines Fisches also mit der Geschwindigkeit. Mit der Geschwindigkeit wächst aber auch der Staudruck am Mund und damit die Menge des durchtretenden Wassers, und zwar geometrisch wie der Atemwasserbedarf. Wir haben offensichtlich eine ebenso wirksame wie elegante Anpassung der Atemwasserversorgung an den Atemwasserbedarf vor uns, die durch die passive Atmung bewirkt wird.

Neben dieser Anpassung der Atmung an die Bewegung haben wir der passiven Atmung auch einen unmittelbaren Beitrag zur Bewegungsleistung zugeschrieben (v. WAHLERT 1964 b). Ausgangspunkt dafür war die Beobachtung, daß bei den schnelleren Haien insbesondere der Unterordnung Galeoidea die Kiemenspalten vielfach nicht gleichlang sind, sondern daß ihre Größe von der ersten zur letzten abnimmt. In diesen Fällen ist dann besonders deutlich, daß die Kiemenspalten ihr Atemwasser über die Brustflossen abgeben, da ihre untere Grenze auf der Höhe des Brustflossenansatzes oder höher, mitunter die letzten Kiemenspalten deutlich über der Vorderkante der Brustflossen liegen (Abb. 1). Das stellt einen auffälligen Gegensatz zu den Dornhaien und erst recht zu den Rochen dar, bei denen das Kiemenwasser ja zum Teil oder gänzlich unter die Brustflossen oder sogar den abgeplatteten Körper geleitet wird. Der Hypotremie der Rochen haben wir schon früher eine Mitwirkung bei der Fortbewegung



zugeschrieben (v. WAHLERT 1961): Der bei dem vertieften Durchatmen, das bei allen Bodenfischen einem Abschwimmen vorangeht, unter den Körper geschobene Wasserkel hilft beim Abheben des Körpers auf jenen Abstand vom Boden, der zum Einsetzen der Vertikalbewegung der Brustflossen notwendig ist. Es lag nun nahe, auch der Hypertremie, der Oberständigkeit der Kiemenspalten der Haie, eine Mitwirkung beim Schwimmen zuzuschreiben.

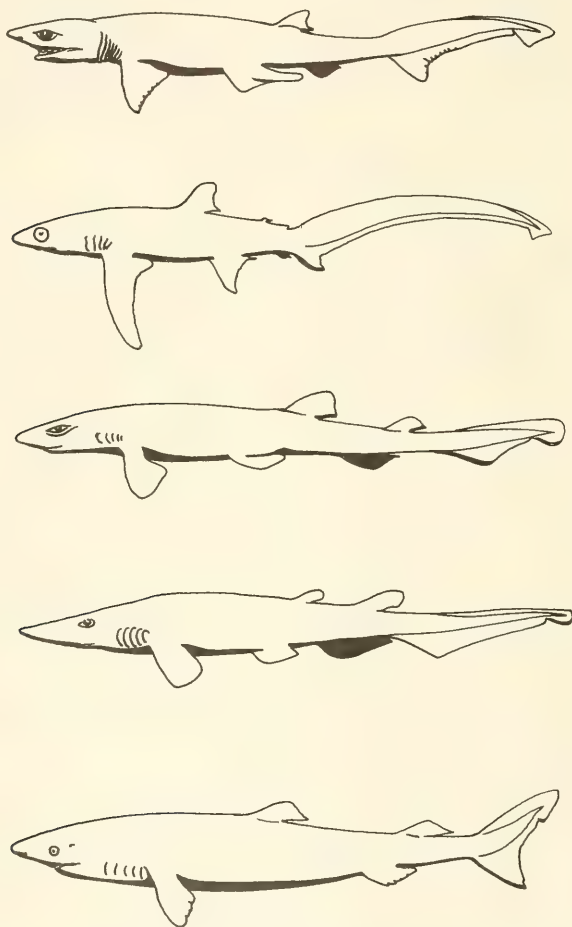


Abb. 1. Lage und Größe der Kiemenspalten bei Haien. Funktionelle Hypertremie und ausgeprägter Größenunterschied bei *Hepranchias perlo*, *Alopias superciliosus*, *Scyliorhinus torrei* und *Apristurus riveri*. Funktionelle Hypotremie bei *Somniosus microcephalus*. Alle Figuren nach BIGELOW & SCHROEDER.

Die Größenabnahme der Kiemenspalten fällt mit einer Verjüngung der Mundhöhle nach hinten zusammen, aus der das Wasser in die Kiemenhöhlen tritt. Die Verjüngung der Mundhöhle wurde bisher schon als Ausgleich des Druckabfalles gedeutet, der in der Mundhöhle entlang den inneren Kiemenhöhlenöffnungen eintritt. Beides zusammen, Verjüngung der Mundhöhle und Verminderung der Kiemenspaltenlänge, ließ erwarten, daß das Atemwasser aus allen Kiemenspalten mit gleichem Druck austritt. Dieser zunächst nur vermutete Sachverhalt sowie die partielle Oberständigkeit

der Kiemenspalten erschienen als Anzeichen einer größeren konstruktiven Genauigkeit, als man sie um der bloßen Ableitung gebrauchten Atemwassers willen erwarten würde. Dr. C. GANS, Buffalo, mit dem ich diese Fragen besprechen konnte, verdanke ich den Hinweis, daß freilich schon die Ableitung des Atemwassers biomechanische Probleme aufwirft, wenn — zumal bei höherer Geschwindigkeit — ein reibungsloser Abfluß erreicht und die Störung der Strömungsvorgänge um den Körper möglichst vermieden werden soll. Diesem Gesichtspunkt wird bei weiteren Untersuchungen Rechnung zu tragen sein. Vorerst haben wir die Bedeutung geprüft, die dem abgeleiteten Wasser möglicherweise bei der Fortbewegung zugeschrieben werden kann.

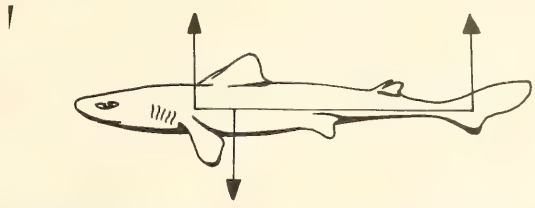


Abb. 2. Richtung der beim schwimmenden Hai auftretenden positiven und negativen Auftriebskräfte. Nach GRAY 1953.

Den nun folgenden Erörterungen und Untersuchungen liegen folgende Gesichtspunkte zugrunde. Die hier aufgeworfenen Probleme würden am ehesten und am sichersten durch Messungen an freischwimmenden, lebenden Haien verfolgt. Dafür bot sich aber keine Gelegenheit. Ebenso fehlen auch in der Literatur verlässliche Angaben über Gewicht, Wasserverdrängung bzw. spezifisches Gewicht und die Geschwindigkeit pelagischer Haie; nur aus solchen Daten könnte die Größenordnung der hier errechneten Kräfte beurteilt werden. So stand nur der Weg offen, durch notwendigerweise theoretische Untersuchungen zunächst einmal zu überprüfen, welche Phänomene mit der passiven Atmung überhaupt in Verbindung gebracht werden könnten; auf diese Weise erschien es am ehesten möglich, auch aus Gelegenheitsbeobachtungen und Literaturangaben Anhaltspunkte zur Beurteilung der Zuverlässigkeit der hier vermuteten Zusammenhänge zu gewinnen.

Wir gingen dabei von mechanischen Bedingungen des Schwimmens der Haie aus, die schwerer als das Wasser sind und ihren Antrieb hinter dem Schwerpunkt besitzen (siehe Abb. 2). Die heterozerte Schwanzflosse erzeugt ein nach oben gerichtetes Dreh-

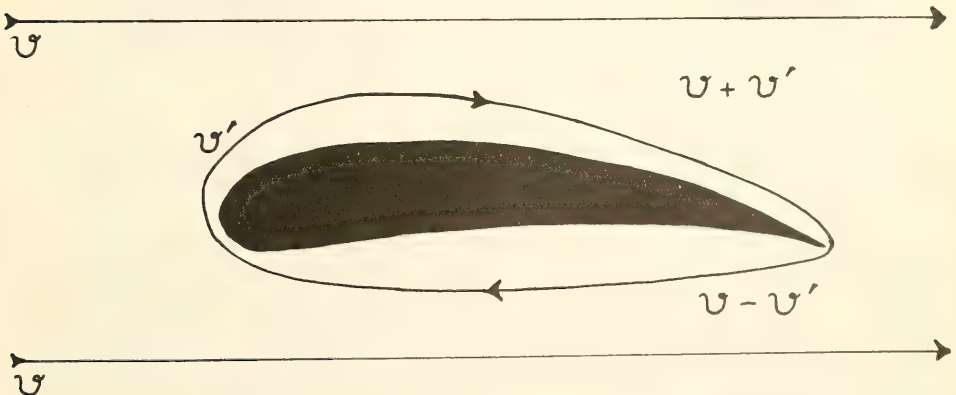


Abb. 3. Potential- und Zirkulationsströmung an einer Tragfläche. Vereinfacht nach WESTPHAL u. a.

moment, das sich als Auftrieb des Hinterkörpers auswirkt (GROVE & NEWELL 1936). Als Tragfläche für das Vorderende wirken in erster Linie die Brustflossen. Der Auftrieb an den Brustflossen wird durch die Druckdifferenz bewirkt, die auf dem Geschwindigkeitsunterschied beruht, mit dem das Medium oberhalb und unterhalb der Flossen vorbeiströmt; dieser Unterschied wird durch die Asymmetrie des Profils oder die Anstellung der tragenden Fläche erzeugt. Die Geschwindigkeiten verhalten sich wie  $(v+v') : (v-v')$ , wobei in der Strömungslehre  $v$  als Potentialströmung,  $v'$  als Zirkulationsströmung bezeichnet werden; der Auftrieb ist gleich der von  $v$  und  $v'$  abhängigen Druckdifferenz, nämlich

$$\Delta p = \frac{\rho}{2} (v+v')^2 - \frac{\rho}{2} (v-v')^2$$

$$= 2 \cdot \rho \cdot v \cdot v',$$

wobei  $\rho$  die Wasserdichte bezeichnet, die in diesem Falle  $\rho \approx 1$  ist (siehe Abb. 3).

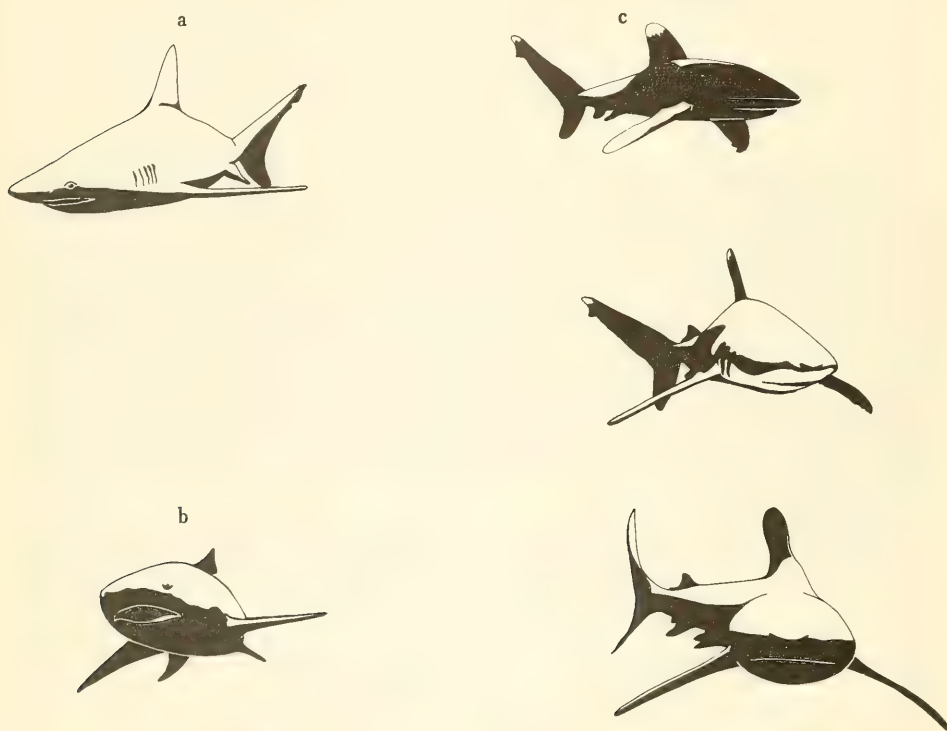


Abb. 4.

Langsam schwimmender Hai, langsam wendender Hai und schnell angreifender Hai (drei Phasen). Man beachte die Lage des Mundes und die Neigung der Brustflossen. Nach Photos von COUSTEAU u. a.

Bei der passiven Atmung tritt nun ständig eine gewisse Wassermenge durch den Mund in den Körper ein und aus den Kiemenspalten wieder aus, und zwar so, daß ein kleiner oder größerer Teil davon über die Brustflossen abströmt. Der Mund liegt unterhalb des Brustflossenansatzes (siehe Abb. 4); also gerät ein gewisser Anteil des Wassers, der sonst unterhalb der Brustflossen vorbeiströmen würde, auf deren Oberseite. Wir haben diesen Anteil des Atemwasser mit  $v''$  bezeichnet. Zeichnen wir ihn in das Schema der Strömungsverhältnisse an der umströmten Flosse ein, so erkennen wir,



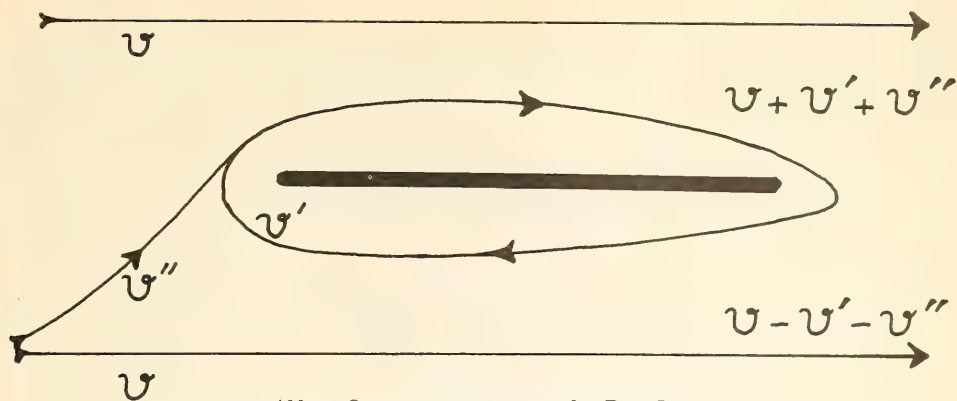


Abb. 5. Strömungsvorgänge an der Brustflosse.  
 $v$  = Potentialströmung,  $v'$  = Zirkulationsströmung,  $v''$  = Atemwasser.

daß  $v''$  jeweils das gleiche Vorzeichen wie  $v'$  aufweist: Die Strömungsgeschwindigkeiten für oben und unten sind demnach nunmehr mit  $v$ ,  $v'$  und  $v''$  anzugeben. Daraus folgt für den Auftrieb der passiv atmenden schnellen Haie mit passiver Atmung:

$$\begin{aligned}\Delta p_{\text{HAI}} &= \frac{\rho}{2} \cdot (v + v' + v'')^2 - \frac{\rho}{2} \cdot (v - v' - v'')^2 \\ &= 2 \cdot \rho \cdot v \cdot v' + 2 \cdot \rho \cdot v \cdot v'' \quad (\text{siehe Abb. 5}).\end{aligned}$$

Den passiv atmenden Haien stünde demnach ein Zusatzauftrieb zur Verfügung, in den die Geschwindigkeit wie beim Normalauftrieb zweimal als Faktor eingeht, der also mit wachsender Geschwindigkeit wie jeder Auftrieb progressiv größer wird. Das gilt um so mehr, als ja  $v''$  mit dem Staudruck am Mund und damit dem Quadrat der Geschwindigkeit wächst. Wir haben daraus gefolgert, daß der Auftrieb pro Flächeneinheit mit steigender Schnelligkeit bei Haien noch schneller anwächst, als dies sonst, z. B. bei Flugzeugen, der Fall ist, und damit folgende Tatsachen in Verbindung gebracht (v. WAHLERT 1964 b):

1. Die Brustflossen der Haie weisen kein deutlich symmetrisches Profil auf, werden aber beim schnellen Schwimmen offensichtlich auch kaum angestellt, sondern waagrecht gehalten; vielleicht genügt die asymmetrische Atemwasserführung zur Erzeugung der Zirkulationsströmung.
2. Bei Arten größerer Körperlänge sind die Brustflossen deutlich relativ länger, aber nur wenig tiefer als bei kleineren, langsameren Arten. Die Auftriebsfläche ist also nicht proportional der Körpermasse (und damit der dritten Potenz der Körperlänge), sondern nur doppelt linear, also nicht einmal im Quadrat, zur Länge (Abb. 6).
3. Trotz der (auf die Masse bezogen) relativen Verkleinerung der Tragflächen bei größeren und daher schnelleren Arten besitzen die pelagischen großen Arten oft fast symmetrische Schwanzflossen, können also auf deren Auftrieb-erzeugendes Drehmoment weitgehend verzichten.
4. Schnell schwimmende Haie können einen Teil des Körpers aus dem Wasser herausstrecken, besitzen also anscheinend einen Auftriebsüberschuß (Abb. 7).

Die angeführten Punkte bedürfen einer genaueren experimentellen und theoretischen Untersuchung. Experimentelle Studien an freischwimmenden lebenden Haien größerer Arten sind zur Zeit in Europa nicht möglich. Die vorstehenden Überlegungen, für deren Diskussion ich Herrn Professor Dr. Ing. e. h. Focke, Bremen, verpflichtet bin, sollen deshalb zunächst nur Anhaltspunkte dafür ergeben, welche möglichen Folgen

der passiven Atmung zugeschrieben und aus welchen Beobachtungen weitere Aufschlüsse für die vermuteten Zusammenhänge gewonnen werden können. Wie Focke (in litt.) betont, sollte der Auftrieb, den schwimmende Haie benötigen, nicht überschätzt werden: Er könne vermutlich bei der Form der Haie auch ohne besonderen konstruktiven Aufwand für eigene Auftriebsflächen erzeugt werden; schon die Körperunterseite, die Schnauze und eventuell auftretende Verformungen der Körperseite (siehe dazu auch HERTEL 1963) könnten hier genügen.

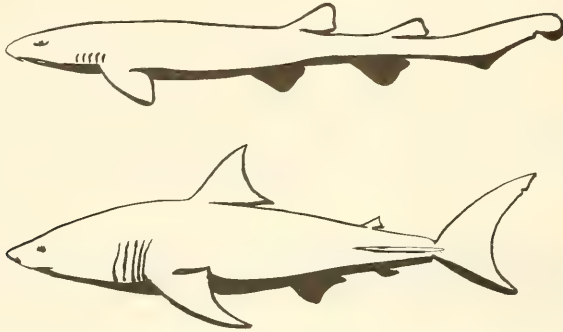


Abb. 6. Kap-Katzenhai *Scyliorhinus capensis* von 1 m Länge;  
Menschenhai *Carcharodon carcharias* von 4 m Länge.



Abb. 7. Schwimmender Hai mit herausgestreckter Rückenflosse.  
Nach einer Photographie aus Nat. Geogr. Mag.

Die bisher angeführten Zusammenhänge beziehen sich auf die Wirkung des Atemwassers in Körperlängsrichtung. Da das Kiemenwasser aber, wie aus der Lage der Kiemenpalten zu erschließen ist, schräg seitwärts austritt, muß ihm auch eine senkrecht zur Körperlängsrichtung seitwärts gerichtete Kraft zugeschrieben werden.

Diese oberhalb der Brustflossen wirkende, von der Basis der Brustflossen auf ihre Spitze hin gerichtete Komponente muß einen Druck auf die Brustflossen ausüben. Darin können wir eine Unterstützung der Verspannung und Verankerung dieser Flossen sehen, die ihr Umbiegen oder Umlappen nach oben verhindert. Mit steigender Geschwindigkeit muß dieser Druck zunehmen, da dann auch die Atemwasserführung zunimmt; er könnte dann vielleicht sogar zu einem Absenken der Flossen führen.

Daraufhin wurden Haiphotos durchgemustert, bei denen die Bildsituation oder Erläuterungen eindeutig erkennen ließen, ob die Tiere schnell oder langsam schwimmen. Hier zeigte sich in der Tat, daß langsam schwimmende Tiere die Brustflossen zumeist völlig waagerecht abgespreizt halten; erkennbar schnell schwimmende Haie tragen sie dagegen gesenkt (Abb. 4). Ich habe zunächst die Bedeutung dieser — als Folge der

Atemwasserführung erwarteten — Absenkung in einer Verringerung der Spannweite gesehen, mit der die wirksame Auftriebsfläche verringert und so der vergrößerten Auftriebsleitung pro Flächeneinheit angepaßt würden (entsprechend der Verringerung der Auftriebsfläche bei Flugzeugen durch Einfahren der Landeklappen). Herr Professor Focke hält diese Deutung aber für unwahrscheinlich, da die Verringerung der Spannweite und damit der Auftriebsfläche durch Stauvorgänge zwischen den abgesenkten Flächen wettgemacht werde, die den Auftrieb wieder steigern. Er schlug für das offensichtlich vorliegende Phänomen eine andere Deutung vor. In den Ecken, die die Flossen mit der Körperwand bilden, entstehen Wirbel, die einen mit wachsender Geschwindigkeit stark progressiv steigenden Energieverlust bedeuten. Diese bei höheren Geschwindigkeiten immer stärkeren Turbulenzen sind bei flachen Winkeln besonders groß und erreichen ein Minimum in rechtwinkligen Ecken. Im Absenken der Brustflossen könnte daher ein Vorgang gesehen werden, der den flachen Winkel am unteren Brustflossenansatz annähernd rechtwinklig macht und damit die unvermeidlichen Reibungsverluste so klein wie erreichbar hält.

Auf solche biomechanischen Zusammenhänge werden wir noch zurückkommen. Sie sind hier soweit geschildert worden, wie sie vor den nun zu schildernden Untersuchungen erarbeitet waren und als Ausgangsbasis dienen.

## 2.2. Experimentelle Untersuchungen

Zu diesem Problemkreis wurden im einzelnen untersucht:

- a) die Gleichmäßigkeit des Atemwasserstromes aus allen Kiemenspalten,
- b) der Einfluß der Hyperventilationen auf die aktive Atmung,
- c) der effektive Gewichtszuwachs bei Herausstrecken eines Teils des Körpers.

Material und Methodik werden jeweils bei den einzelnen Punkten angeführt.

### a) Der Wasseraustritt aus den Kiemenspalten

Untersucht wurden mehrere Kleine Katzenhaie, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus), von etwa 25 cm Körperlänge. Die Beobachtungen über den Wasseraustritt wurden bei Gelegenheit anderer Untersuchungen gemacht, über die in einem späteren Zusammenhang zu berichten ist. Die Tiere wurden unbetäubt und in Urethan- oder Pernokton-Narkose verwandt. Die Pernokton-Narkose, für deren Mitteilung und Ausführung ich Herrn Dr. SCHMIDT, Heidelberg, und Fräulein LAUTERWASSER danke, erfolgte durch intramuskuläre Depotgaben von 0,1 ml 10% Pernokton auf 100 g Körpergewicht; sie setzte nach wenigen Stunden ein und hielt tagelang an. Zur Markierung des Atemwassers wurde eine Suspension von Tusche in Seewasser benutzt. Gegenüber dem von früheren Autoren verwandten Karminpulver hat Tusche den Vorteil, daß der austretende Wasserstrom besser sichtbar ist. Die Eignung von Tusche war vorher an Versuchen mit Panzerwelsen (*Plecostomus*, siehe weiter unten sowie v. WAHLERT 1966) erprobt worden.

Nicht betäubten, im flachen Versuchsbecken zur Ruhe gekommenen Katzenhaien wurde mit einer Pipette eine Tuschesuspension vor den Mund gesetzt. Das markierte Wasser trat aus den Kiemenspalten im Rhythmus der Atempumpe aus. Stärkere Tuschegaben, die zur genauen Verfolgung des Atemwasserstromes nötig waren, lösten ein Abschwimmen der Tiere aus. Bei narkotisierten Haien ließen sich die Tuschegaben steigern und beliebig lange fortsetzen. Das dann auftretende Bild zeigte fünf aus den Kiemenspalten jeder Seite austretende Tuschefahnen, die parallel schräg seitlich abströmten und in gleicher Entfernung vom Körper verwirbelten. Da das Wasser im Versuchsbecken ruhig stand, kann diese Verwirbelung im gleichen Abstand nicht durch eine äußere Wasserbewegung verursacht gewesen sein. Sie muß wohl als Anzeichen dafür gewertet werden, daß alle fünf Tuschefahnen mit gleichem Druck und gleicher Geschwindigkeit austraten. Bei narkotisierten Katzenhaien unterbleibt, wie noch zu be-



sprechen ist, der Spritzlochverschluß während der Expiration; es treten dann beim Ausatmen Tuschewölkchen aus den Spritzlöchern, deren ungestörte Reihe auch über den Bereich der Kiemenfahnen hinaus das Fehlen von anderen Wasserbewegungen im Becken anzeigte. Die Kiemenfahnen verliefen in gleichbleibender Höhe ziemlich genau in der Richtung der Vorderkante der Brustflossen (siehe Abb. 8).

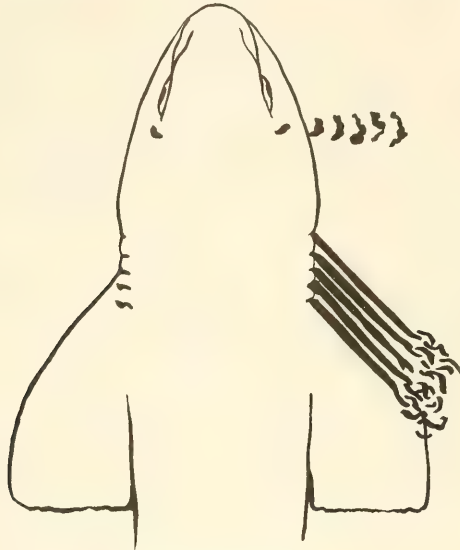


Abb. 8. Austreten des mit Tusche markierten Atemwassers aus Spritzloch und Kiemen-  
spalten bei einem narkotisierten Katzenhai (nur auf einer Seite eingezeichnet). Original.

Bei *Scyliorhinus canicula* ist der Größenunterschied der Kiemenspalten weniger stark als bei dem nahe verwandten Großen Katzenhai, *Sc. stellaris* (Linnaeus). Unverkennbar ist aber auch hier die Hypertremie, die Lage der Kiemenspalten oberhalb der Brustflossen; sie bestätigt sich als funktionelle Hypertremie im eben geschilderten Versuch. Ebenso bestätigte sich die Vermutung, daß das Atemwasser aus allen Kiemen-  
spalten mit gleichem Druck und gleicher Geschwindigkeit austritt. Endlich läßt sich ebenso deutlich erkennen, daß das Atemwasser schräg seitlich nach hinten abgeführt wird. Wenn auch beim schwimmenden Fisch das durch den Druck des austretenden Wassers bewirkte Abspreizen der äußeren Kiemensepten vermutlich nicht ganz so stark sein wird wie beim ruhenden Fisch und der austretende Kiemenwasserstrom nach hinten abgelenkt werden wird, so ist ihm doch eine seitlich wegführende Komponente eigen.

Ob die beobachtete Parallelität der Kiemenfahnen und der Brustflossenvorderkante zufällig ist, müßte noch genauer untersucht werden. Für die aufgeworfenen Fragen brachten die Beobachtungen jedoch die erhoffte Bestätigung. Wir werden die Erörterung am Schluß dieses Abschnittes weiterführen.

#### b) Der Einfluß der Hyperventilation auf die Atmung

Bei der passiven Atmung unterbleiben die aktiven Atembewegungen. Als Erklärung stand dafür nur die Annahme zur Verfügung, daß die passive Atmung mit ihrem kontinuierlichen Frischwasserdurchtritt durch die Kiemen den  $\text{CO}_2$ -Spiegel des Blutes so stark erniedrigt, daß die den Atemreflex auslösenden Schwellenwerte nicht mehr erreicht werden. Zur Prüfung dieser Annahme wurden pernokton-betäubte Katzenhaie und Rochen künstlich hyperventiliert. Dazu wurde ein am Stativ befestigter Plastikschlauch in den Mund der Tiere eingeführt, die in einem flachen Versuchsbecken lagen.

Der Schlauch entnahm aus dem Überlauf eines 1 m höher stehenden Beckens Seewasser, das in dieses Becken durch eine Wasserstrahlpumpe eingespróht wurde. Damit wurde eine Anreicherung des Seewassers mit Luft erreicht. Die Wasserzufuhr zum Versuchstier ließ sich durch Schlauchklemmen regeln. Sie wurde so stark wie möglich eingestellt und erst gedrosselt, als Wasser aus dem Munde zurückstrómté. Damit war eine optimale Durchspólung von Mund und Kiemenhöhlen gegeben.

Ein 125 g schwerer *Scyliorhinus canicula* wurde am 22. 4. 1965 um 15.30 h mit 0.12 ml 10% Pernokton, intramuskulós in drei Stellen der Rückenmuskulatur, narkotisiert. Um 16.30 h war das Tier deutlich lethargisch; um 17.30 h in Rückenlage verbracht, drehte es sich erst nach einigen Minuten wieder in Bauchlage. Am 23. 4. wurde die Atemfrequenz mit 50 Bewegungen in 1' 21" gemessen; bei Wiederholungszählungen blieb der Wert innerhalb von wenigen Sekunden konstant.

Nach Einsetzen der Zufuhr luftangereicherten Seewassers durch den Mundschlauch flachten die Atembewegungen zunehmend ab, bis nur noch leichte Zuckungen der Schnauzenregion erkennbar waren. Abstellen der künstlichen Atemwasserzufuhr ließ die Kiementätigkeit sofort wieder einsetzen, in der 2. Minute bereits mit voller Tiefe; nach der 3. Minute wurde die Beatmung angestellt und für die noch weiterlaufende aktive Atmung eine Frequenz von 50 Schlägen in 1' 08" gezählt. Nach 15 Minuten waren die Kiemenkorbbewegungen wieder deutlich flacher, ihre Frequenz etwas verlangsamt (50 in 1' 17"). Nach einer Stunde (50 in 1' 14") war noch ein leichtes Kiemenzucken zu sehen. Bei Unterbrechung der künstlichen Beatmung setzte die eigene Atemtätigkeit des Tieres sofort wieder ein.

Das Tier verblieb bis zum 24. im Versuch unter künstlicher Beatmung; am 25. war die Atemfrequenz etwas höher (50 Atembewegungen um 8.35 h in 57", um 9.50 h in 54", um 10.40 h in 55"); am 26. 4. um 7.54 h 50 in 52"; Reaktionen auf optische Reize und Schwimmbewegungen zeigten das Narkoseende an.

Bei der Wiederholung dieser Versuche mit weiteren Tieren ergab sich regelmäßig, daß die Atemfrequenz narkotisierter etwas langsamer war als bei unbetäubt ruhig liegenden Tieren, diesen Narkose-Wert dann aber recht genau beibehielt. Eine leichte Beschleunigung zeigte regelmäßig das Abklingen der Narkose an. Die Versuchsanordnung gewährleistete eine Hyperventilation. Sie ließ die aktiven Atembewegungen bis auf physiologisch sicher unwirksame Zuckungen abklingen, wobei nicht die Frequenz, sondern die Atemtiefe abnahm. Bei Unterbrechung der künstlichen Hyperventilation setzte stets schlagartig die aktive Atmung mit sehr rasch wieder normale Tiefe erreichenden Bewegungen ein.

Damit ist erwiesen, daß die Hyperventilation die aktive Atmung ausschalten kann. Sie tut dies bemerkenswerterweise über die Atemtiefe; die Frequenz bleibt annähernd erhalten. Beim Vergleich der freischwimmend beobachteten Haie mit den experimentell hyperventilierten ergibt sich, daß im ersten Falle die aktive Atmung schlagartig aussetzt. Das spricht für ein willkürliches Unterdrücken. Die Atmung kann aber aktiv nur so lange unterdrückt werden, bis der CO<sub>2</sub>-Spiegel des Blutes den Wert erreicht hat, bei dem das Atemzentrum einen ununterdrückbaren Atemreflex auslöst. Das scheint durch die passive Atmung verhindert zu werden; daß Hyperventilation das Einsetzen des Atemreflexes über lange Zeit verhindern kann, haben unsere über Tage verlaufenen Versuche ergeben.

Damit ergibt sich aber die Frage, ob nicht der willkürlich beeinflufsbare Atemrhythmus einen Zeitgeber besitzt, der unterhalb des CO<sub>2</sub>-Wertes arbeitet, auf den das Atemzentrum mit der ununterdrückbaren Zwangsatmung anspricht. Wir werden dieser Frage sofort nachgehen.

Die entsprechend durchgeführten Versuche mit Rochen sind an anderer Stelle angeführt und ausgewertet worden (v. WAHLERT 1966). In diesem Zusammenhang brauchen deshalb nur folgende Ergebnisse referiert zu werden:

1. Bei Rochen ließ sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Atemfrequenzen großer und kleiner Tiere ermitteln, weil Tiere mit erheblichen Gewichts- und Größenunterschieden untersucht wurden; die Atemfrequenz ist bei kleinen Tieren größer.

2. Die Atemfrequenz nicht betäubter Tiere verlangsamte sich, wenn die Tiere im Versuchsbecken zur Ruhe kamen; einen dann konstanten, größenabhängigen Wert, der nur noch wenig über dem des narkotisierten Tieres lag, erreichten sie nach vorausgegangener Bewegung und/oder Beunruhigung erst im Verlauf von etwa 1 h.

3. Zum Unterschied von den Katzenhaien blieben die Kiemenkorbbewegungen bei künstlicher Hyperventilation narkotisierter Tiere stets erkennbar, und ebenso blieb die Schließbewegung der Spritzlochklappe in der Expiration erhalten; sie führte dann allerdings nur noch bis zum halben Verschuß der Spritzlöcher. Diese Atemreflexe der Rochen sind anscheinend tiefer verankert als bei den untersuchten Haien. Dabei sollte berücksichtigt werden, daß eine passive Atmung im natürlichen Geschehen bei den untersuchten Nagelrochen wohl nie vorkommt, wenn sie auch für andere Rochen wie etwa die Plankton-seihenden großen Flügelrochen angenommen werden kann.

Zu der schon aufgeworfenen Frage nach dem Zeitgeber für den Atemrhythmus gibt vielleicht die Beobachtung einen Hinweis, daß zur Ruhe kommende Rochen ihre dann recht konstant beibehaltene Frequenz erst in einem verhältnismäßig langen Zeitraum erreichen. Das läßt sich mit einem gesteigerten Atembedarf eigentlich nicht erklären, zumal die Atemwasserversorgung vornehmlich über die Atemtiefe geregelt wird. Nun haben die cardiographischen Untersuchungen von GILBERT (1963) ergeben, daß bei Zitronenhaien Atmungs- und Herzfrequenz synchron sind, wobei die Kiemenbewegung ungefähr die halben Herzwerte zeigte. Eine Beziehung zwischen Herz- und Kiemenbewegung kann nicht überraschen. Es sei an die Lage der kontraktilen Bulbi an den Kiemengefäßen von *Amphioxus* erinnert. Nach MARINELLI und STRENGER (1959: 228) trägt bei *Squalus* die „außerordentlich derbe Herzbeutelwand den Ursprung einer Reihe von Muskeln des hypoglossalen Systems. Auch die vom Herzen ausgehende starke ventrale Aorta und deren Zweige sind unmittelbar der Einwirkung der Muskelportionen dieses Systems ausgesetzt ...“; daher scheint den Autoren „eine Beeinflussung der Herztätigkeit durch die Arbeit des Kiemenapparates gegeben“.

Das müßte dann auch umgekehrt gelten. Die erst nach Abschluß unserer Untersuchungen formulierte Frage nach einer Erklärung für das so auffällig langsame Abklingen der Erregungsfrequenz der Atmung bei Rochen ließe sich nun vielleicht als Symptom einer beschleunigten Herzfrequenz deuten; daß diese erst langsamer abklingt, scheint plausibler, als dies für eine autonome Atemrhythmik angenommen werden kann. Zugleich ließe ein solcher Zusammenhang die Frage für prüfenswert erscheinen, wie lange sich in der Geschichte der Wirbeltiere eine als ursprünglich anzusehende Koppelung der inneren und äußeren Atembewegungen erhalten hat.

#### c) Der effektive Gewichtszuwachs bei Herausstrecken eines Teiles des Körpers aus dem Wasser

Das Bild aus dem Wasser ragender Haifisch-Rückenflossen ist jedem, wenn nicht aus eigener Anschauung, so doch aus Berichten, geläufig. Bisher ist aber anscheinend weder untersucht noch auch nur danach gefragt worden, was das für die vom Tier aufzubringende Auftriebsleistung bedeutet.

Angaben über das Gewicht der Haie sind in der Literatur, nicht zuletzt der Anglerliteratur, vorhanden; auch nur verlässliche Schätzungen über das Volumen fehlen aber. So wurden zunächst Anhaltswerte ermittelt, in welcher Größenordnung der Volumenteil des Körpers liegt, der aus dem Wasser herausragen kann. Nach der Beschaffung von Abbildungen so schwimmender Haie wurden kleinere Stücke des Stuttgarter Museums (fixiertes Material) durch Eintauchen in Überlaufgefäße volumetrisch vermessen. Anschließend wurden die Tiere so weit aus dem Wasser gehoben, wie es etwa den Abbildungen entsprach. Die Differenz des nun verdrängten Wassers zum ursprünglich verdrängten wurde dann bestimmt. Es ergaben sich Werte von der Größenordnung um 50%.



In Neapel ergab sich die Gelegenheit, einen frishtoten Marderhai (*Mustelus mustelus* Linnaeus) zu vermessen. Für das rund 1 m lange Tier wurde ein Gewicht von 1590 g ermittelt. Das von ihm verdrängte Seewasser wurde in mehreren Messungen, bei denen die Mund- und Kiemenhöhlen leergelaufen waren, auf 1440 g bestimmt. Demnach beträgt die vom lebenden Tier zu tragende Gewichts­differenz 150 g, also nicht ganz  $\frac{1}{10}$  seines Gewichtes an der Luft.

Dieser Wert kann für die weiteren Rechnungen nur als Anhaltswert genommen werden. Es muß natürlich mit erheblichen Streuungen gerechnet werden, die unter anderem von der Größe der (spezifisch durch Fettgehalt leichteren) Leber bedingt sein können. Ebenso ist zu beachten, daß viele Haie auf eine noch ungeklärte Weise ihr spezifisches Gewicht anscheinend aktiv verändern können; anders ist nicht zu erklären, daß Haie an der Wasseroberfläche treiben können, obwohl sie sonst schwerer sind als Wasser. Nach einer Bemerkung von BIGELOW und SCHROEDER (1948) kann angenommen werden, daß diese Tiere Luft verschlucken und damit zeitweilig eine passive Schwimmfähigkeit erreichen. Diese Annahme wird durch die Tatsache gestützt, daß es Schwellhaie gibt, die sich durch verschlucktes Wasser aufblähen können. Daß Fische, die das tun, Luft ebenso gut verschlucken wie Wasser, zeigen die Kugelfische und Igelfische.

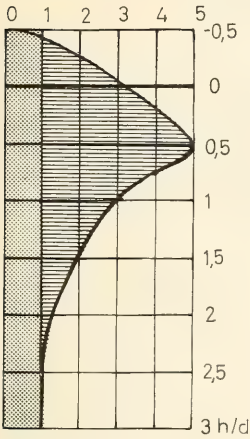


Abb. 9. Wachstum des Widerstandsbeiwertes (Oberfläche)  $C_{w\min}$  eines schnell bewegten Laminar-Spindelkörpers nach Versuchen von HERTEL; Widerstand aufgetragen als Vielfaches von  $C_{w\min} = 1$ , Eintauchtiefe  $h/d$  als Verhältnis der Eintauchtiefe der Spindelachse  $h$  zum Durchmesser des Spindelkörpers  $d$ . Nach HERTEL. Näheres im Text.

Setzen wir die ermittelten Werte in unsere Berechnung ein, so ergibt sich:

|                                                 |         |       |
|-------------------------------------------------|---------|-------|
| Gewicht an der Luft . . . . .                   | 1590 g  |       |
| Übergewicht im Wasser bei vollem Eintauchen . . |         | 150 g |
| Übergewicht im Wasser bei Herausstrecken von    |         |       |
| 50% der Masse — 950% von 150 g . . . . .        | 147,5 g |       |
| Gewicht der aus dem Wasser herausragenden 50%   |         |       |
| der Masse . . . . .                             | 79,5 g  | 222 g |

Das Herausheben von 50% der Körpermasse bedeutet in unserem Falle hiernach eine Auftriebssteigerung von rund 500%.

Dieser Wert stellt nun nicht nur wegen des Fehlens weiterer Meßdaten nur einen allerersten Annäherungswert für die Größenordnung dar. Bei der Beurteilung der energetischen Verhältnisse müssen noch zahlreiche weitere, von der Strömungsforschung noch bei weitem nicht beherrschte Zusammenhänge berücksichtigt werden. Von ihnen seien die folgenden genannt:

1. Nach HERTEL (1963: 225) nimmt der Widerstand eines Laminar-Spindelkörpers bei Annäherung an die Wasseroberfläche zu und erreicht beim Abstand seiner Mittelachse  $h = d/2$ , dem halben Querdurchmesser, mit etwa dem vierfachen des Normalwertes ein Maximum des Widerstandsbeiwertes, also beim Schwimmen unmittelbar an der Wasseroberfläche. Taucht der Körper aus dem Wasser heraus, so nimmt der Widerstandsbeiwert sehr schnell ab (Abb. 9). Haie sind annähernd spindelförmig und dürtten eine stabilisierte laminare Grenzschicht haben (Focke und v. WAHLERT unveröffentlicht). Demnach können wir wohl damit rechnen, daß das Herausstrecken des Körpers den Gesamtwiderstand vermutlich vermindert und so dem dazu notwendigen Energieaufwand wieder eine Energieeinsparung gegenübersteht.
2. Ein weiterer Gewinn aus dem Durchstoßen der Wasseroberfläche könnte darin bestehen, daß die Rückenflosse in der zähen Grenzschicht Wasser/Luft eine festere Führung hat, als sie bei gleicher Größe im Wasser findet; die erheblich größeren Drehmomente würden z. B. Kurven mit kleinerem Krümmungsradius, also engere und schnellere Wendungen, erlauben, als sie den voll eingetauchten Tieren möglich sind.

3. Das Herausheben eines Teils der Körpermasse stellt eine Vorratshaltung von potentieller Energie dar, die durch ein geringfügiges Absinken sofort wieder in kinetische Energie umgewandelt werden kann. Diese Kraftreserve könnte zur zusätzlichen Beschleunigung, etwa zum Ausgleich des Geschwindigkeitsverlustes bei Wendungen oder bei verminderter Antriebsleistung, eingesetzt werden. Die hier abrufbereite zusätzliche Trägheitskraft entspricht bei unseren Zahlenwerten rund 50% der Schubkraft des eingetauchten Körpers.

Diese biomechanischen Zusammenhänge bedürfen, wie schon betont, weiterer Untersuchungen. Es geht zunächst darum, ihr Vorhandensein überhaupt herauszuarbeiten und festzustellen, ob die vermuteten Kräfte und ihre Wirkungen überhaupt Größenordnungen aufweisen, die ihre Berücksichtigung erfordern, oder ob sie vernachlässigt werden könnten.

### 2.3. Erörterungen

Bei der einleitenden Erörterung der passiven Atmung und ihrer Wirkungen waren einige Annahmen eingeführt worden, die experimentell zu verifizieren waren. In den geschilderten Versuchen und Messungen ließ sich bestätigen:

1. Das Atemwasser kann aus allen Kiemenspalten mit gleicher Richtung und Stärke austreten.

2. Der anhaltende Stillstand der aktiven Atembewegungen während der passiven Atmung kann durch eine Hyperventilation bedingt sein. Damit sind über eine offensichtliche heuristische Fruchtbarkeit hinaus weitere Argumente für die Annahme hydrodynamischer Wirkungen des Atemwassers gegeben: Das austretende Atemwasser stellt eine Kraftquelle von bemerkenswerter Präzision dar, und die bei ihrer Ausnutzung störend wirkenden Pumpbewegungen sind ausgeschaltet.

Das erlaubt einige weitere vorsichtige Schlüsse. Daß die passive Atmung eine Hyperventilation darstellt, erscheint zwar nicht überflüssig, um der Atmung willen aber auch nicht notwendig. Es scheint also, daß die Atemwasserführung beim schnelleren Schwimmen gar nicht mehr allein durch die Anforderungen des Gasaustauschs bestimmt wird, sondern auch durch ihre Mitwirkung an der Bewegung.

Der Zusammenhang zwischen Atmung und Bewegung sei deshalb noch einmal an den schon erwähnten Hammerhaien und ihrem möglicherweise als Ersticken zu deutenden Tod an der Angelleine erörtert. Wenden wir den hier mehrfach benutzten Vergleich zwischen Flugzeugen und Haien an, so können wir die Hammerhaie als Doppeldecker mit nach vorn gestaffelten Tragflächen bezeichnen, deren vordere von den seitlichen Kopffortsätzen dieser Tiere gebildet wird. Zwischen den Tragflächen muß dann ein Düseneffekt und damit ein Sog erwartet werden (EVERLING 1934). Ein Unterdruck von den äußeren Kiemenöffnungen würde die gleiche Wirkung haben wie der Staudruck vor dem Mund; demnach stünde zu erwarten, daß bei den Hammerhaien die passive Atmung schon bei Geschwindigkeiten einsetzt, bei der sie anderen Haien noch nicht möglich ist. Das müßte dazu führen, daß Hammerhaie noch mehr an die passive Atmung angepaßt und auf sie angewiesen sind, wenn sie größere Anstrengungen machen; daß sie diese am Angelhaken machen, steht wohl außer Zweifel. Die Berücksichtigung der hier erschlossenen Sachverhalte scheint in der Tat immer weitere Zusammenhänge aufzudecken.

Insgesamt müssen wir die passive Atmung als eine Atemtechnik ansehen, die sich mit dem Übergang der Haie von einer benthonischen, litoralen Lebensweise zum Pelagial herausgebildet hat (siehe dazu v. WAHLERT 1961, 1963, 1965). Ihre physiologische Problematik und ihre mögliche biomechanische Bedeutung können vorerst nur in ersten Annäherungen beschrieben und vermutet werden. Die evolutionsbiologische Rolle der passiven Atmung als Folge des pelagischen Schwimmens und, darüber hinaus, vielleicht auch als Beitrag zur weiteren Erhöhung der Schwimmleistung fügt sich in das Bild der Evolution der Gruppe ein, das wir nach der Untersuchung weiterer Phänomene der Atmung und Wasserführung weiter erörtern werden.

### 3. Die Nasen-Mund-Rinnen

#### 3.1. Fragestellungen

Einige Gruppen der Haie und Rochen besitzen Rinnen, die von den Nasen zum Mund führen. In der Handbuchliteratur gelten diese Rinnen als sekundär, als erst bei den besitzenden Gruppen entstanden. So schreibt MATTHES (1934, S. 887): „Komplikationen ergeben sich, wenn die Geruchsorgane kaudalwärts in die Nähe der Mundöffnung rücken und, wie es dann meist, wenn auch nicht immer der Fall ist, in nähere Beziehung zur Mundhöhle treten ...“

Zweifel an dieser Auffassung ergaben sich aus mehreren Sachverhalten, von denen die folgenden angeführt seien.

- a) Die Ausbildung der Rinnen ist in allen Fällen ähnlich; das macht ihre mehrfache Entstehung unwahrscheinlich.
- b) Eine Nasen-Mund-Verbindung besitzen auch die Chimären, die Schwestergruppe der Elasmobranchier;
- c) die Nasen-Mund-Rinnen finden sich bei bodengebundenen Haien und Rochen, fehlen dagegen den pelagischen Haien; dieser Umstand hat dazu geführt, daß sie bisher als sekundäre Bildungen galten, da als Urform der Selachier früher mit freischwimmenden Formen gerechnet und Bodenbindungen als sekundär angesehen wurden. Nach heutiger Auffassung, die von WHITE (1936) begründet worden ist, sind die Elasmobranchier jedoch ursprünglich litorale, benthonische Fische und erst sekundär in mehreren Linien zu einem Leben im freien Wasser übergegangen (siehe dazu v. WAHLERT 1961, 1963, 1965).

Diese Erwägungen ließen eine Überprüfung als notwendig erscheinen und zeichneten die dabei zu stellenden Fragen vor:

1. Sind die Nasen-Mund-Verbindungen ursprünglich?
2. Was ist ihre Funktion und deren biologische Bedeutung?
3. Wenn sie ursprünglich sind: Aus welchen Gründen sind sie dann bei einer Reihe von Gruppen aufgegeben worden?

Aus der Beantwortung dieser Fragen ergaben sich dann noch sehr viel weiter, über die Knorpelfische hinausführende Zusammenhänge. Die Untersuchungen werden in der Reihenfolge der angegebenen Fragen dargestellt.

#### 3.2. Vorkommen und Ursprung

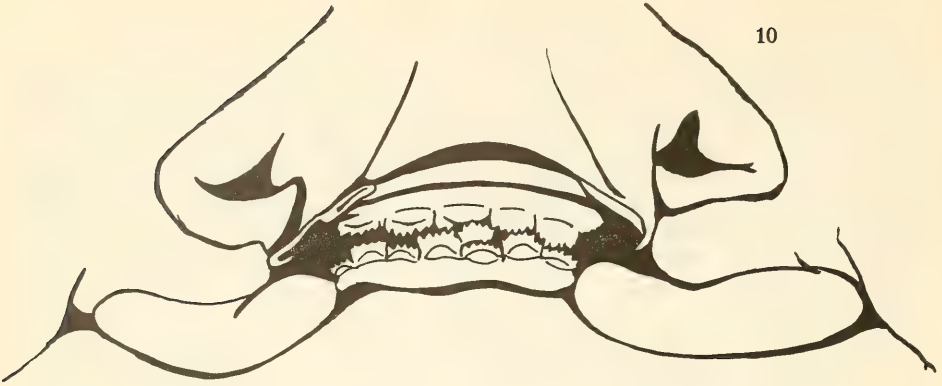
Nasen-Mund-Rinnen finden sich bei den Stierkopfhaien (Heterodontoidea), Echten Haien (Galeoidea), und zwar hier bei den basist nächsten Familien ihrer beiden Linien (WHITE 1936, 1937), den Ammenhaien (Orectolobidae) und Katzenhaien (Scyliorhinidae), bei den Meerengeln (Squatinoidea), Geigenrochen (Rhinobatoidea), Zitterrochen (Torpedinoidea), Echten Rochen (Rajoidea) und Flügelrochen (Myliobatoidea) (siehe Abb. 10—14).

Sie fehlen den Kragenhaien (Chlamydoselachoidea), Kammzähnern (Hexanchoida = Notidanoidea), den basisfernen Familien beider Linien der Echten Haie, den Dornhaien (Squaloidea), den Sägefischen (Pristioidea) und einigen Geigenrochen (Rhinobatoidea) (siehe Abb. 15—18).

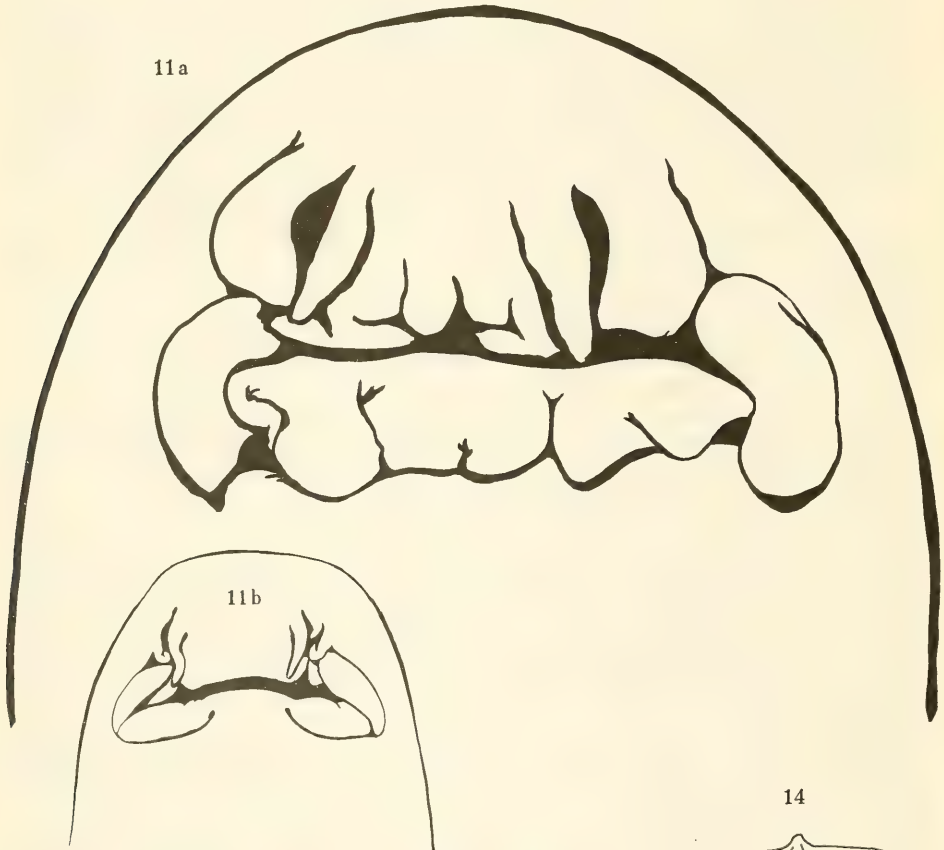
Die Nasen-Mund-Rinnen ziehen in allen Fällen von den hinteren Öffnungen der Nasengruben beider Seiten zu den Mundwinkeln. Sie werden durch seitliche Falten des zwischen ihnen liegenden Nasen-Mund-Steges abgedeckt. Ihr Vorhandensein fällt gewöhnlich mit den gut ausgebildeten Labialfalten der Mundwinkel zusammen, die die Form ausgesprochener Mundwinkellippen aufweisen können.

Besonders tiefe Nasen-Mund-Rinnen und kräftige Mundwinkellippen besitzen die Stierkopfhaie und die Ammenhaie. Bei konservierten Stierkopfhaien (siehe Abb. 10) in die vordere Nasenöffnung eingeführte Sonden drangen durch die Nasen-Mund-

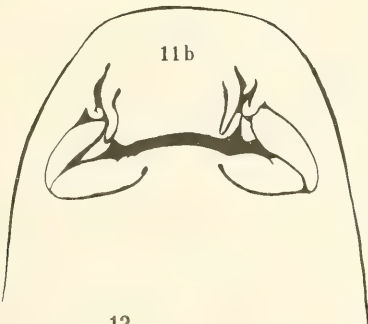




10



11 a



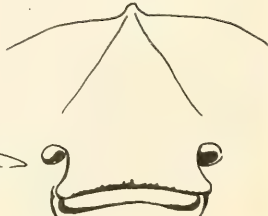
11 b



12



13



14

Rinne so tief in den Mund ein, daß ihr Durchtreten die seitliche Lücke zwischen Oberkiefer und Unterkiefer angenommen werden muß (siehe Abb. 19). Die Nasen stehen hier also mit der Mundhöhle in Verbindung: Die Mündung der Nasen-Mund-Rinne liegt im Vestibulum, hinter der Oberlippe, und damit innerhalb des Mundbereiches. Es liegen bei diesen Fischen unverkennbar innere Nasenöffnungen vor. Wir schlagen für sie die Bezeichnung *Parachaoanen* vor und stellen fest, daß ihr Auftreten unabhängig ist von der Aufnahme atmosphärischer Luft.

Wie schon erwähnt, sind alle Gruppen mit Nasen-Mund-Rinnen benthonisch oder litoral lebende Gruppen. Da die bodengebundene Lebensweise für die Elasmobranchii ursprünglich ist, gestattet die Korrelation zwischen benthonischer Lebensweise und Nasen-Mund-Rinnen die Annahme, daß auch die Rinnen ursprünglich seien. Zur Bestätigung dieser Annahme ist aber noch die funktionelle und biologische Begründung dieser Korrelation erforderlich.

Einen weiteren Hinweis ergibt die Tatsache, daß die Nasen-Mund-Verbindungen bei Haien mit endständigem oder schwach unterständigem Mund stets vorhanden sind und nur bei solchen Formen fehlen, die eine hervorspringende Schnauze und einen weit unterständigen Mund besitzen. Da die Bildung hervorragender Schnauzen mehrfach und unabhängig erfolgt ist und die Rostren, die sie stützen, nicht homolog sind (WHITE 1937), liegt folgende Deutung nahe: Bei der Bildung hervorragender Schnauzen sind die Nasen an dem Vorrücken der Schnauzenpartie beteiligt; vielfach ist dabei — aus noch anzugebenden Gründen — mit der unmittelbaren Nachbarschaft auch die direkte Verbindung zum Mund aufgegeben worden. Die vorspringenden Schnauzen sind bei Haien — nicht so bei den Rochen, wo sie Bestandteil der Körperscheibe sind — Anpassungen an die Lebensweise im freien Wasser, und zwar mehrfach entstandene. Auch diese Korrelation stützt die Annahme, daß die Nasen-Mund-Verbindungen ursprünglicher Besitz der Elasmobranchier und mehrfach aufgegeben worden sind.

Unabhängig davon führt aber das Vorkommen von Nasen-Mund-Rinnen in der Schwestergruppe der Elasmobranchii, bei den Seekatzen, weiter. Hier liegen sie in der gleichen Form vor (Abb. 20). Zu der Abdeckung durch die seitlichen Falten des medianen Nasen-Mund-Steges sind hier noch deckende Hautlappen getreten, die von lateral her über den Rinnen liegen. Dadurch liegen auch hier innere Nasenöffnungen vor, die wir wegen der Gleichartigkeit des Verlaufes der Rinnen ebenfalls als *Parachaoanen* ansehen und mit denen der Haie homologisieren. Wir sehen auch die Rinnen selbst als homolog an und damit ihren Besitz als ursprüngliches Merkmal aller Knorpelfische.

Für die Seekatzen ist das Vorkommen dieser direkten Nasen-Mund-Verbindungen und vor allem eine biologische Bedeutung dieser Passagen schon länger bekannt. DEAN schreibt (1906: 18) über *Hydrolagus colliei*: "The mode of breathing of the fish is somewhat remarkable. The mouth is very small, and its rims are motionless or almost motionless, scarcely parted in breathing; so nearly closed in fact that the movement of the breathing-valve can hardly be seen. A portion, probably a large portion, of the

---

Abb. 10. Nasen-Mund-Verbindung mit inneren hinteren Öffnungen (*Parachaoanen*) bei dem Stierkopfhai *Heterodontus japonicus*, Original nach Ex. Stgt. 4384 Sagami-See.

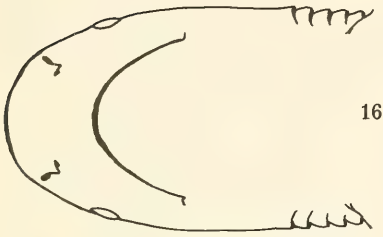
Abb. 11. Nasen-Mund-Verbindungen mit *Parachaoanen* und Nasenzirren bei Ammenhaien. a) *Chiloscyllium malaianum*, Stgt. 4836 Neuguinea, b) *Ginglymostoma (Nebrius) concolor*, Stgt. 878.

Abb. 12. Kopfunterseiten des Kleinen und Großen Katzenhaies, *Scylliorhinus canicula* und *Sc. stellaris*, umgezeichnet nach TORTONESE 1956.

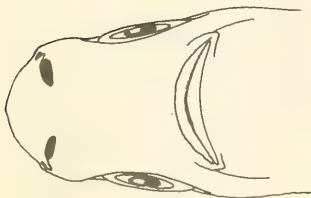
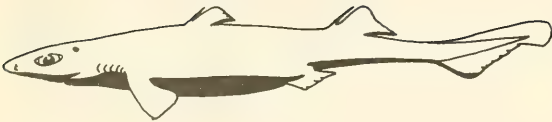
Abb. 13. Frontalansicht des Kopfes eines Meerengels mit Nasen-Mund-Verbindungen und Nasenzirren, *Squatina dumerili*, umgezeichnet nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 14. Unterseite der Kopfregion eines Stechrochens, Embryo oder neonatus von *Dasyatis pastinaca*, Original nach einem Ex. Sammlung Staz. Zool. Neapel.

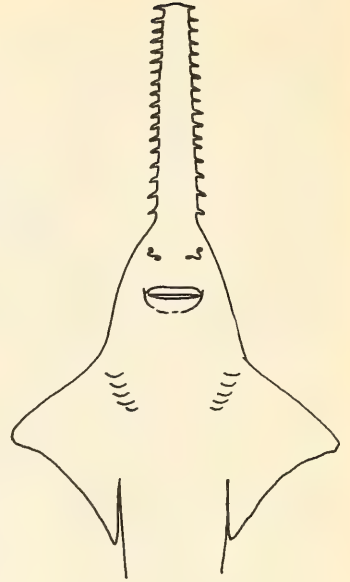
15



16



17



18 a



b



c



water — as in the case also of the Dipnoans — is breathed through the prominent nasal openings, whose cartilaginous marginal flap is specialized to this end: and since the mouth is motionless, it follows that the branchio-opercular muscles are the efficient means of introducing water to the gills.”



Abb. 19. Kiefer des Stierkopphaies, *Heterodontus philippi*, umgezeichnet nach GARMAN.



Abb. 20. Gesamtansicht, ruhend von der Seite, schwimmend von vorn, und Nasen-Mund-Region der Seekatze, *Hydrolagus coliei*, umgezeichnet nach DEAN, und Nasen-Mund-Verbindung von *Chimaera mitsukurii*, Original nach Ex. Stgt. 4346.

Der Verweis auf die Nasenatmung der Lungenfische ist überholt, da diese Fische die Nasen nicht zur Atmung, also zur Luftführung, benutzen (ATZ 1952, siehe auch BERTMAR 1965). Dennoch wird die Ähnlichkeit dieser Verhältnisse mit denen der Lungenfische nicht geringer: In beiden Fällen dienen die Nasen-Mund-Verbindungen und die inneren Nasenöffnungen einer durch Sog bewirkten Wasserführung durch die Nase. Funktionell besteht, bei aller Verschiedenheit der biologischen Bedeutung, also weitgehende Gleichheit.

Die Beschreibung der Nasen-Mund-Atmung der Chimaeren ergab nun sogleich einen Hinweis darauf, wo die Untersuchung der Funktion der Nasen-Mund-Passagen anzusetzen hatte: Es war zu prüfen, ob sie auch bei Haien einer durch den Mundsoog bewirkten Wasserführung dienen. Die Annahme, daß dies der Fall ist, war dabei durch die vorgeführten morphologischen Verhältnisse bereits zwingend gegeben.

Abb. 15. Gesamtansicht und Kopfunterseite eines Sandhaies, *Carcharias taurus*, nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 16. Gesamtansicht, Kopfunterseite und rechte Nasenklappe eines Zitronenhaies, *Negaprion brevirostris*, nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 17. Gesamtansicht und Kopfunterseite des Schwarzen Dornhaies, *Etmopterus hillianus*, nach BIGELOW & SCHROEDER.

Abb. 18. Unterseite des Vorderkörpers und Nasen-Mund-Region bei dem Sägefisch, *Pristis perotteti*; Nasen-Mund-Region eines Geigenrochens mit Nasen-Mund-Verbindung, *Trygonorhina fasciata*, und ohne Nasen-Mund-Verbindung, *Platyrhinoides triseriata*; alle umgezeichnet nach BIGELOW & SCHROEDER.

### 3.3. Funktion und biologische Bedeutung

Die folgenden Beobachtungen und Untersuchungen wurden an Katzenhaien der beiden europäischen Arten ausgeführt, dem Großen (Großgefleckten) Katzenhai, *Scyliorhinus stellaris* (Linnaeus), und dem Kleinen (Kleingefleckten) Katzenhai, *Sc. canicula* (Linnaeus).

Die Beobachtung von ungestört in einem großen Schaubecken des Aquariums der Zoologischen Station Neapel liegenden Tieren ergab, daß kleinere Exemplare bis zu etwa 25 cm Körperlänge im Liegen atmen können, ohne den Mund zu bewegen. Die Tiere ruhen vielfach auf den Brustflossen als Stützen, so daß der Kopf frei getragen wird und der Mund gut beobachtet werden kann. Die Bewegungen des Kiemenkorbes greifen bis auf den Mundbogen über; die den Atemsog bewirkende Absenkung des Mundbogens kann deutlich beobachtet werden; es kommt aber nicht zu einer Abduktion des Unterkiefers, und der Mundspalt bleibt unbewegt.

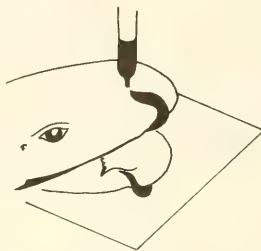


Abb. 21. Aufnahme von Tusche-markiertem Seewasser durch die Nase bei einem Katzenhai, *Scyliorhinus*; Kopfunterseite in untergelegtem Spiegel sichtbar. Näheres im Text. Original.

Die genauere Untersuchung von Tieren beider Arten bestätigte den schon von TORTONESE (1956: 125) abgebildeten und beschriebenen Sachverhalt (siehe Abb. 12), daß beim Kleinen Katzenhai die medianen Nasenklappen weiter nach hinten ragen als beim Großen und hier den mittleren Bereich des Mundspaltes überdecken. Die Beobachtung ruhig atmender Tiere im Versuchsbecken zeigte das Spiel der Spritzlochklappen, die deutlich erkennbar in der Expiration die Spritzlöcher verschließen und bei der Inspiration freigeben. Darauf kommen wir später zurück.

Zur experimentellen Untersuchung der Nasen-Mund-Verbindungen wurde nunmehr im Versuchsbecken zur Ruhe gekommenen Kleinen Katzenhaien eine Tuschesuspension in Seewasser vor die vorderen Nasenöffnungen gesetzt. Der Versuch wurde dann mit narkotisierten Tieren wiederholt.

In allen Fällen ließ sich neben der noch zu behandelnden Aufnahme von Wasser durch die Spritzlöcher der Wassereintritt in die Nase verfolgen. Bei narkotisierten Tieren konnte die Tuschegabe so gesteigert werden, daß das Austreten des Wassers aus den Kiemen verfolgt werden konnte. Bei Tieren, die mit dem Kopf in einer zugänglichen Beckenecke lagen, ließ sich eine förmliche Tuschefahne erzeugen, wenn das markierte Wasser oben an die Vorderkante der Schnauze gesetzt wurde: Sie zog um die Kopfkante herum und, mit deutlichen Rucken, während der Inspirationsphasen in die Nase.

In einem unterlegten Spiegel konnte das Tuschewasser im Inneren der Mundwinkel zwischen den Mundwinkellippen verfolgt werden, wo es aber nicht wieder nach außen trat; es wurde vielmehr weiter in das Mundinnere gesogen und verschwand dort (siehe Abb. 21).

Mit einer abgewinkelten Pipette wurde Tuschewasser von der Seite an den Mund gesetzt. Es wurde dort sowohl in der Mundmitte wie in den Mundwinkeln eingezogen — ohne daß Mundbewegungen auftraten. Die an unbetäubten Tieren beobachtete Atmung ohne Mundbewegung (siehe oben) erfolgt also bei leicht geöffnetem Mund, wobei der Mundspalt nicht sichtbar klappt.

Erst in Neapel war mir die Arbeit von DARBISHIRE (1907) zugänglich, aus der hervorgeht, daß dieser Autor die Wasseraufnahme durch Nasen und Spritzlöcher bei Katzenhaien bereits festgestellt hat. DARBISHIRE hatte das Wasser mit Karminpulver markiert. Unsere Versuche wurden dennoch in der geschilderten Form durchgeführt, weil dem Nachweis der Wasserpassage für alle weiteren Untersuchungen eine ausschlaggebende Rolle zukommt. Angesichts der mindestens zweimal erfolgten, im übrigen jederzeit leicht wiederholbaren Demonstration dieser Funktion der Nasen-Mund-Passage konnte nun aber auf weitere Untersuchungen verzichtet werden.

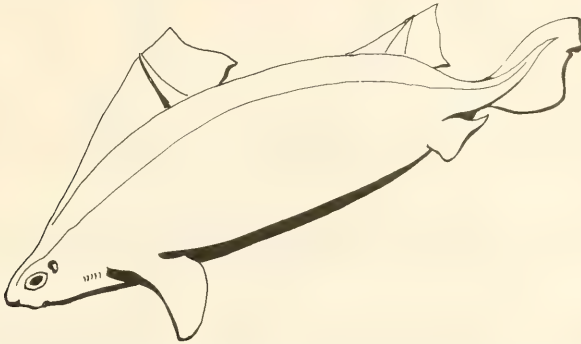


Abb. 22. *Oxynotus centrina* in Schwimmstellung, nach dem Leben. Man beachte Größe und Lage des Spritzloches sowie die Lage der Kiemenspalten zur Brustflosse. Original.

Die Nasen-Mund-Rinnen der Haie dienen also der Wasserführung; der an Katzenhaien erhobene Befund darf wohl, insbesondere in Kenntnis der gleichen Tatsache bei den Seekatzen, verallgemeinert werden. Was ist nun die biologische Bedeutung dieser Wasserführung?

Bei Seekatzen dient sie der Atmung. Bei Haien wird außer durch die Spritzlöcher, von denen noch die Rede sein wird, selbst bei unbewegtem Mund Wasser ebenfalls durch Mundwinkel und Mundmitte aufgenommen; die Leistungsfähigkeit dieser Öffnungen kann durch Öffnen des Mundes weitgehend gesteigert werden; der Benutzung der demgegenüber längeren Nasenpassagen kann also die Bedeutung einer zusätzlichen Atemwasserzufuhr nicht zugeschrieben werden. Als biologische Bedeutung muß ihr demnach die Versorgung der Nase mit Wasser und damit chemischer Information zugemessen werden. Das wird zwingend, wenn man berücksichtigt, daß die Nasen der Knorpelfische eigene Einrichtungen zum Wassertransport nicht aufweisen (MATTHES 1934).

Mit dieser Einsicht wird nun sofort deutlich: Die Nasen-Mund-Verbindung muß für die Knorpelfische ursprünglich sein; sie kann gleichzeitig als akzessorische Atempassage dienen, und sie konnte bei freischwimmenden Formen aufgegeben werden. Ruhende, wenig schwimmende Fische sind auf sie angewiesen, während bei schwimmenden Tieren der Staudruck des durchschwommenen Wassers für eine Zufuhr von frischem Wasser sorgt. Wir haben hier die gleichen grundsätzlichen Verhältnisse wie beim Übergang zur passiven Atmung: Die Bewegung des ganzen Körpers und die Ausnutzung des Gegenstromes macht die aktiven Wasserförderbewegungen ein-



zelner Organe überflüssig. Wir finden ferner eine völlige Übereinstimmung mit den Befunden an Lungenfischen, bei denen der Mundsog zur Versorgung der wasser-gefüllten Nase mit frischem Wasser, nicht aber der Atmung, dient.

Die Deutung der Lage der Nasen bei den nicht vorwiegend am Boden liegenden Haien ist nun schlüssig: Sie haben bei der Bildung vorspringender Schnauzen die Lagebeziehungen und die funktionelle Beziehung zum Mund aufgegeben und ihre funktionell bedingte Lage an der Kopfkante, nun der Schnauzenkante, beibehalten.

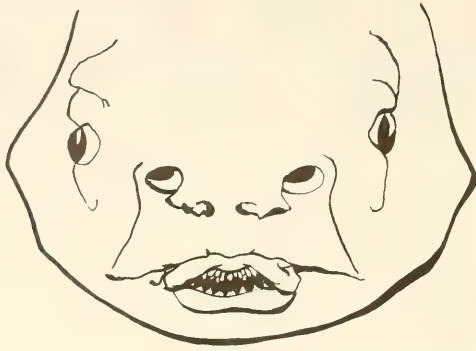


Abb. 23. Frontalansicht einer *Oxynotus centrina*, Original nach einem Ex. der Sammlung Staz. Zool.

Die Nasenbewässerung ohne Mundsog durch den Gegenstrom kann schon ohne ausgesprochene Schnauzenbildung vorliegen. Das konnten wir an lebendigen Exemplaren des Tiefsee-Squaloiden *Oxynotus centrina* (Linnaeus) in Neapel beobachten. *Oxynotus* hat einen kleinen, schwach unterständigen Mund, der leicht geöffnet war, während die Tiere umherschwammen; anscheinend sind sie ständig in Bewegung, vielfach freilich ganz langsam (Abb. 22). Dabei konnte die inspiratorische Funktion des großen Spritzloches gut beobachtet werden. Die Nasen stehen vorne am stumpfen Kopf und bilden dort große, nach vorn geöffnete Trichter (Abb. 23). Es ist offensichtlich, daß die Nasen durch Lage, Größe und Form an eine Wasserzufuhr aus dem nur geringen Wasserstau angepaßt sind.

### 3.4. Parachoanen, Pseudochoanen und Choanen

Die Tatsache, daß bei Knorpelfischen und Lungenfischen die Verbindung der Nasen mit der Mundhöhle die gleiche Funktion und die gleiche biologische Bedeutung hat, stellt zwingend die Frage nach der Homologie der morphologischen Bildungen, die diese Verbindung herstellen. Wir beziehen in diese Frage auch gleich die inneren Nasenlöcher der Rhipidistier und ihrer Nachfahren, der Tetrapoden, mit ein.

Zur Nomenklatur: Die inneren Nasenlöcher mancher Fische und der niederen Tetrapoden werden seit langem allgemein als Choanen bezeichnet, obwohl dieser Name ursprünglich nur für die sekundären hinteren inneren Nasenöffnungen im Gaumen der höheren Tetrapoden galt. Dementsprechend führte ROMER für alle überhaupt mit inneren Nasenöffnungen ausgestatteten Gnathostomen den Namen Choanata, für die Fische unter ihnen die Bezeichnung Choanichthyes ein. Die von JARVIK wieder aufgegriffene Ansicht von ALLIS, daß die inneren Nasenöffnungen der Dipnoi und der Rhipidistier-Tetrapoden-Linie nicht homolog seien, veranlaßte diesen Autor dazu, die Öffnungen der Dipnoi Pseudochoanen zu nennen, sowie ROMER, für Lungenfische und Quastenflosser den Namen Sarcopterygii einzuführen.

Das morphologische Bild (Abb. 24 und 25) zeigt bei Haien, Lungenfisch-Larven und Tetrapoden-Embryonen eine solche Ähnlichkeit, daß die Homologie zwischen den

Nasenrinnen der Haie, den Nasenanlagen der Lungenfische und den Gaumenrinnen der Tetrapoden-Embryonen unabweisbar erscheint. Sie ist bisher nicht anerkannt beziehungsweise wieder aufgegeben worden, weil

1. die Ursprünglichkeit der Nasen-Mund-Rinnen der Knorpelfische nicht bekannt war und
2. die hinteren Nasenöffnungen der Lungenfische mit den Tränengangsöffnungen der Tetrapoden homologisiert wurden.

Nun ist die Ansicht, daß der Tränengang aus einem hinteren Nasengang entstanden ist, kein Grund, die Choanen deshalb als Neubildungen anzusehen, wie JARVIK das tut — zumal nicht, wenn man wie JARVIK selber den Rhipidistien *Porolepis* und *Holoptychius* zwei hintere Nasengänge zuschreibt; es können also sowohl Tränengang wie hinterer, in die Mundhöhle mündender Nasengang der Rhipidistier der hinteren, inneren Nasenöffnung der Dipnoi und ihrem hinteren Nasengang homolog sein.

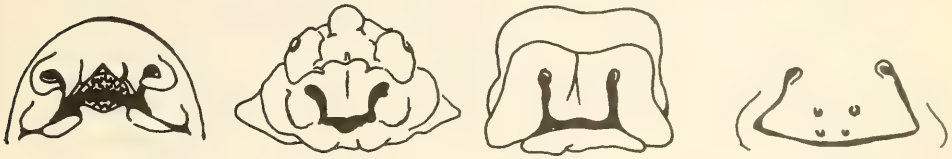


Abb. 24. Nasen-Mund-Verbindungen bei Gnathostomen Stierkopfhai, *Heterodonius galeatus*, juv., Anamnier-Embryo, *Alytes*, *Homo*, embryonal, Lungenfisch, *Neoceratodus*, frischgeschlüpft. Umgezeichnet nach SMITH, FAHRENHOLZ, GREIL.

Bei der Homologisierung von Parachoanen, Pseudochoanen und Choanen ergibt sich allerdings ein Problem, das bei der Annahme der Neubildung der Choanen nicht auftritt: Ihr steht im wörtlichen Sinne der Oberkiefer im Wege. Bei den Knorpelfischen können die hinteren Öffnungen der Nasen-Mund-Rinne zwar im Mund liegen, sie bleiben stets aber vor dem Oberkiefer. Bei den Tetrapoden liegen sie bekanntlich wie bereits bei den Rhipidistien hinter dem Oberkiefer. Nimmt man an, daß die Choanen als Drainage der Nasen zum Munde neu durchgebrochen sind, dann könnten sie ebenso gut vor wie hinter dem Kiefer entstanden sein; eine besondere Erklärung ist dafür nicht notwendig. Aber auch bei der Homologisierung (siehe oben) wird die Verlagerung der hinteren Nasenöffnungen hinter den Oberkiefer ihres problematischen Charakters sofort entkleidet, wenn man bedenkt, daß der Oberkiefer der Knochenfische eine Neubildung ist.

Nach HOLMGREN und STENSIÖ (1936) sind nämlich die Deckknochen der Oberkiefer der Knochenfische und Tetrapoden denen der Placodermen nicht homolog, sondern nur analog. Die Knorpelfische besitzen überhaupt keine Deckknochen, und die Lungenfische haben anscheinend stets nur ein Prämaxillare, nie einen Kieferbogen besessen (BERG 1958). Ein Oberkieferbogen kommt also erst den Teleostomen zu und sollte als Definitionsmerkmal dieser Gruppe genannt werden.

Nach an anderer Stelle begründeten und näher ausgeführten Ergebnissen bisheriger Untersuchungen (v. WAHLERT 1962, 1963, 1965, 1966) sind die Knorpelfische und die Knochenfische Schwestergruppen, die mit einer gemeinsamen Wurzel aus Placodermen entstanden sind. Die primäre Dichotomie der Höheren Gnathostomen scheint also die in Knorpelfische und Knochenfische zu sein, von denen die letzteren durch die offensichtlich neugebildete rostrale Ethmoidal-Verbindung zwischen Oberkiefer und Neurocranium ausgezeichnet sind. Unter den Knochenfischen stellen die Lungenfische die ältesten Fossilien. Auch in bisherigen Systemen werden sie den anderen als Teleostomi zusammengefaßten Knochenfischen gegenübergestellt. Beschreiben wir von dieser Grundlage aus die Geschichte der Nasen und ihrer Verbindungen zum Mund, so ergibt sich folgendes Bild:



Abb. 25. Entwicklung der Nasen beim Australischen Lungenfisch, *Neoceratodus*, umgezeichnet nach SEMON. Von links nach rechts: 2 Wochen nach dem Ausschlüpfen, 4 Wochen, 6 Wochen, 6 Wochen mit abgetrenntem Unterkieferbereich, späteres Stadium ohne Altersangabe ebenso. Man beachte die Rückbildung des primären Mundspaltes, den Verschluss der Gaumenrinnen und das Vorwachsen des Unterkieferbereiches.

Das bei den Knorpelfischen vor dem Mund liegende Nasen-Mund-Feld ist bei den Knochenfischen in den Mundbereich einbezogen. Der Nasen-Mund-Steg wird zum vorderen Teil des Munddaches; die hinteren Öffnungen der Nasen oder der Nasen-Mund-Rinne werden zu inneren Nasenöffnungen. Bei den Dipnoi liegen sogar die vorderen Nasenöffnungen auf dem Innenrande der Lippen, also fast im Mund. Die lange bekannte Ontogenie der Nasen von *Neoceratodus* können wir als Rekapitulation des Vorganges betrachten, in dem die zunächst offenen Rinnen zwischen vorderen und hinteren Öffnungen überwachsen und dadurch zu geschlossenen Gängen werden (Abb. 25).

Der Einbeziehung des Nasen-Mund-Feldes in das Munddach entspricht eine Ausdehnung oder Vorverlagerung des Unterkiefers nach vorn. Die bereits erwähnte, als Apomorphie der Knochenfische anzusehende rostrale Ethmoidal-Verbindung zwischen Oberkiefer und Neurocranium muß demnach als Widerlager für die neue Vorderkante des Munddaches angesehen werden, die ja nun im ebensoweit vorgezogenen Mundboden und unteren Mundrand ein topographisches und funktionelles Gegenüber bekommt. Dieser Unterschied zwischen Knorpelfischen und Knochenfischen wird besonders deutlich bei einem Vergleich der Holocephalen mit den Dipnoi, die beide im Zu-

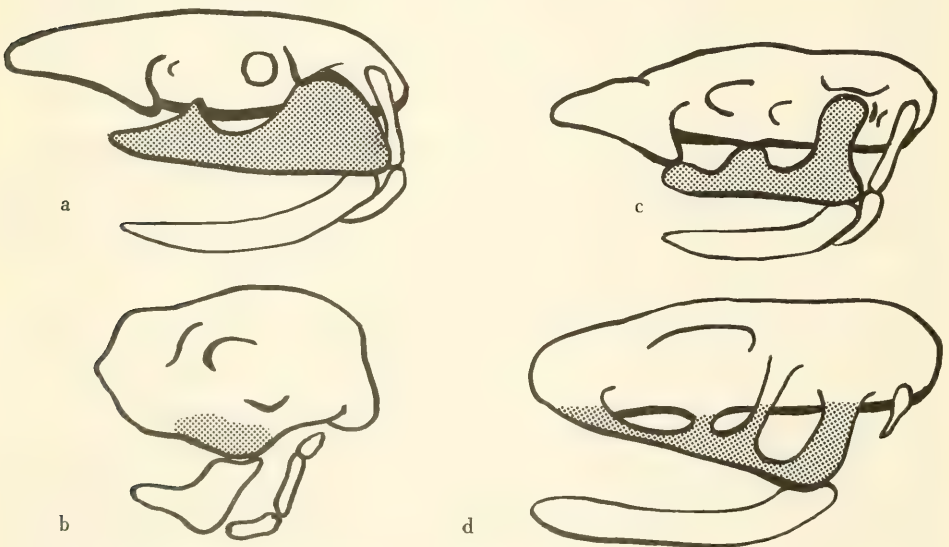


Abb. 26. Verbindungen zwischen Oberkiefer und Schädel bei Selachiern (a), Chimaerae (b), Knochenfischen (c), Dipnoi (d) nach HOFER und DEAN, Oberkiefer hervorgehoben.



sammenhang mit der Ausbildung von Knackgebissen den Oberkiefer mit dem Schädel besonders innig, bei den Dipnoi durch Brücken, bei den Holocephalen durch Verschmelzung, verbunden haben: Bei den Dipnoi zieht die vorderste Brücke von der vorderen Oberkieferspitze zur vordersten Schädelregion, bei den Holocephalen ist die vorderste Schädelregion frei (Abb. 26).

Bei den Dipnoi sind im Bereich des früheren Nasen-Mund-Feldes Zähne und als deren Träger Deckknochen vorhanden, das Prämaxillare und die Vomer, die die Verbindung zur alten Schädelbasis herstellen. Bei den Teleostomi sind dazu die seitlichen Maxillaria getreten sowie zwischen sie und die Basis des alten Schädels als weitere großflächige Deckknochen die Pterygoidea und Palatina in ihrer jetzt erreichten Ausdehnung. Wir haben damit nicht nur eine Erklärung für die Lage der Choanen hinter dem neuen Deckknochen-Oberkiefer, sondern auch gleich für dessen bisher unerklärte Stückelung aus getrennt angelegten Teilen: Der Oberkiefer ist phylogenetisch und ontogenetisch jünger als die Nasen-Mund-Rinnen, die als Gaumenrinnen embryonal zunächst erhalten bleiben (Abb. 27).



Abb. 27. Rekonstruktion der Entstehung der hinteren inneren Nasenlöcher und ihrer Lage hinter dem Oberkiefer bei Rhipidistia und Tetrapoden.

Die Einbeziehung der Nasenregion in den Mund ist mit einem Funktionswandel der Nasen nicht verbunden; ihre Verbindung zum Mund ist nur noch inniger geworden. Ein Unterschied zwischen Wasser- und Luftatmung kommt hier gar nicht ins Spiel. Die Versorgung der Nase mit dem geruchsbeladenen Medium erfolgt in der gesamten Reihe der hier behandelten Fische und bei den Tetrapoden ursprünglich in genau gleicher Weise durch den Mundsog. Ungeachtet aller Unterschiede der Atmung haben wir eine Kontinuität der morphologischen, funktionellen und biologischen Verhältnisse vor uns, die ungemein eindrucksvoll und weit stärker ist, als bisher angenommen.

Demgegenüber stellt die Verbindung zwischen Nasen und Augen etwas Neues dar: funktionell und biologisch und daher sicherlich auch morphologisch. Das bedeutet nicht, daß der Tränengang eine völlig neue Bildung sein müsse: Nach allem, was wir heute über Präadaptationen wissen (siehe dazu insbesondere Bock 1965), erscheint von vorneherein wahrscheinlich, daß die Funktion der Ableitung der Augenflüssigkeit von einem Gang oder einer Rinne übernommen worden ist, die vorher bereits in anderer Funktion entstanden war. Diese Annahme wird zwingend, wenn man berücksichtigt, daß Tränengänge bereits bei den wasserlebenden Vorformen der Tetrapoden vorhanden waren, nämlich den Rhipidistia.

Fassen wir kurz zusammen: Der wiederholte Nachweis der Funktion der Nasen-Mund-Rinnen der Knorpelfische als Passagen zur Bewässerung der Nase mit Hilfe des Atemsoges und dabei unvermeidbar als akzessorische Atemwege ergibt für die morphologisch weitgehend gleichen Verhältnisse bei Chondropterygii, Dipnoi und Tetrapoden auch funktionell und biologisch eine so vollkommene Übereinstimmung, daß an einer Homologie der Bildungen, ihrer Funktion und ihrer Bedeutungen im Leben der Tiere vernünftige Zweifel nicht begründet werden können. Die damit begründete Ansicht braucht nicht als Widerspruch zur augenblicklich vorherrschenden Lehrmeinung gewertet zu werden, nach der die Tränengänge der Choanaten die Homologa der hinteren Nasengänge der Dipnoi sind: Die hinteren Nasengänge können sich geteilt haben. Diese Homologisierung ist freilich nicht unwidersprochen geblieben. Wir werden aber eine Erörterung des Tränengang-Problems zurückstellen, bis wir unsere Unter-

suchungen an Spritzlöchern dargestellt haben; diese haben nämlich auch für die Neubeurteilung des Tränengangproblemes neue Anhaltspunkte ergeben. Dabei werden wir dann auch die Verhältnisse bei den anderen, nicht zur Rhipidistier-Tetrapoden-Linie gehörenden Teleostomi besprechen.

### 3.5. Erörterungen

Für die Frage nach dem Vorkommen, dem Ursprung, der Funktion und der biologischen Bedeutung der Nasen-Mund-Rinnen haben wir folgende Antworten erhalten: Die Nasen-Mund-Rinnen sind ursprünglicher Besitz der Knorpelfische; nach ihrer Homologisierung mit den Nasen der Dipnoi und Tetrapoden müssen wir sie sogar schon der gemeinsamen Wurzel beider Linien der Höheren Gnathostomen zuschreiben.

Dieser wohl als gesichert anzusehende Nachweis legt eine Überprüfung der Verhältnisse bei den Placodermen nahe. Dabei können wir uns der Ergebnisse einer Untersuchung bedienen, die STENSIÖ eigens dieser Frage gewidmet hat. STENSIÖ schreibt sowohl Arthrodiren wie Coccosteiformen Nasen-Mund-Verbindungen, zum Teil auch Mundwinkellippen, zu; Grundlage dafür ist das Vorhandensein einer medianen Nasenscheidewand, die als Fortsatz von der Stirn aus mundwärts verläuft und in der Tat den Gedanken nahelegt, sie als Stütze von medianen, die Rinnen abdeckenden Hautfalten anzusehen. Das legt sogar die Frage nahe, ob man die Dirhinie, die Teilung der Riechgrube in rechte und linke Nase, von hier aus erklären könnte; wir brauchen sie aber hier nicht weiter zu verfolgen. Wir halten aber fest, daß die erschlossene Ursprünglichkeit der Nasen-Mund-Rinnen für die Höheren Gnathostomen mit der wohlbegründeten Annahme ihres Vorkommens bei Placodermen in Einklang steht.

Zu dem Vergleich zwischen Lungenfischen und Knorpelfischen muß noch auf folgendes hingewiesen werden: Die Einbeziehung des Nasen-Mund-Feldes in das Munddach könnte schon bei gemeinsamen Vorformen beider Linien erfolgt sein und bei den Lungenfischen dennoch rekapituliert werden. Dann wäre der Zustand bei den Knorpelfischen sekundär und, wie andere ihrer Bauplanmerkmale, eine Pädomorphose. Diese Möglichkeit könnte durch das Auffinden von Placodermen mit Mundverhältnissen wie bei Dipnoern bewiesen werden. Vorerst ist sie eine theoretisch denkbare, weder beweisbare noch widerlegbare Alternative.

## 4. Die Spritzlöcher

### 4.1. Fragestellungen

Nach der eingangs zitierten Lehrmeinung war das aus der mandibulären Kiemenspalte entstandene Spritzloch funktionslos, bis es bei den Rochen oder ihren unmittelbaren Vorformen zur Inspirationsöffnung wurde. Diese Tiere sind bei ihrer bodengebundenen Lebensweise und mit ihrem unterständigen Mund auf eine dorsal gelegene Atemöffnung angewiesen; dazu bot sich das Spritzloch an, das, morphologisch von den anderen Kiemenspalten längst unterschieden, nun auch deren Verlagerung nach ventral nicht mitmachte, sondern noch weiter nach dorsal rückte.

Diese Ansicht schließt zwei Gedanken ein, die einer funktionell orientierten Überprüfung nicht standhalten. Einmal soll die Anlagerung des Hyoidbogens an den Mandibularbogen quer durch den Bereich einer funktionierenden Kiemenspalte erfolgt sein und diese nach oben abgedrängt und funktionslos gemacht haben. Zum zweiten soll das Kiemenspaltenrudiment sich ohne Funktion erhalten haben, bis es endlich eine Aufgabe fand. Dem zweiten Punkt kann schon ohne theoretische Erwägungen entgegengehalten werden, daß offensichtlich funktionslose Spritzlöcher ja völlig verschlossen werden — so bei den Chimären, wo das Spritzloch embryonal noch auftritt, und zwar als erste der Kiemenöffnungen (SCHAUINSLAND 1906), und ebenso bei schnellen Haien. In beiden Punkten ist die aufgeführte Deutung noch ausgesprochen idealistisch-morphologisch: Die Skelettstrukturen gehen autonom eine Verbindung ein, die erst nach ihrer

Vollendung eine Funktion, hier die Bildung des Kieferapparates, erhält; andere davon betroffene Strukturen — hier die erste Kiemenspalte — müssen weichen und dann warten, bis sie eine neue Funktion bekommen.

Diese Überlegungen erschienen zwingend eine andere Erklärung für die Bildung des Kieferapparates zu fordern. Sie ergab sich in dem Augenblick, als die Reihenfolge der erschlossenen Schritte geändert wurde. Nimmt man an, daß die erste Kiemenspalte in eigener Sache, nämlich im Zuge eines Funktionswechsels, zum „Spritzloch“ geworden sei, dann hätte die Verbindung zum Zuge kommen können, die zwischen mandibularem Kieferbogen und Hyoidbogen durch die Kiemenkorbmuskulatur ohnedies schon bestand, und sie hätte zu einer zunächst weichen, dann artikulierenden skelettären Verbindung im früheren Bereich des funktionsbedingt verkleinerten und nach oben gerückten Spritzloches führen können.

Da wir auch diese weitere Deduktion als schlüssig ansahen, gingen wir bei unseren Untersuchungen über das Spritzloch bereits von der Arbeitshypothese aus, daß es von vorneherein funktionstüchtig war und nie jene „nichtadaptive“, funktionslose Phase durchlaufen hätte, die die ältere, vorfunktionelle Morphologie noch immer wieder annehmen muß. Wir wurden darin durch eine Anzahl fremder und eigener Beobachtungen unterstützt, die im folgenden dargestellt werden. Ein gewichtiger Umstand war, daß die inspiratorische Rolle des Spritzloches auch für Haie schon lange bekannt ist. Bei der Suche nach einer Funktion, die schon bei der Entstehung des Spritzloches vorhanden war, müssen wir natürlich von den gegenwärtigen Verhältnissen ausgehen: und diese zeigen die inspiratorische als die einzige bekannte und dazu viel weiter verbreitete Funktion, als gemeinhin angegeben und angenommen wird.

Zugleich präzisiert sich die Fragestellung für die Fälle, in denen das Spritzloch rückgebildet ist, dahin, daß Gründe für seine Entbehrlichkeit anzugeben sind. Beides, Entstehung wie Wegfall der Spritzlochfunktion, muß aus ihrer biologischen Bedeutung erklärt werden.

#### 4. 2. V o r k o m m e n

Spritzlöcher kommen in allen Unterordnungen der Haie und Rochen vor. Bei den Rochen sind sie stets groß und beobachtbar inspiratorisch tätig; über das namensgebende „Spritzen“ werden wir später sprechen.

Bei den Haien sind sie in den Unterordnungen Chlamydoselachoidea, Hexanchoidea (= Notidanoidea) und Heterodontoidea klein oder winzig. Bei den Squaloidea, Squatinoidea und Pristiophoroidea, also den Haien ohne Afterflosse, sind sie so groß wie (oder größer als) das Auge und ebenso wie bei den Rochen sichtbar inspiratorisch; auch darüber später mehr (siehe auch oben bei *Oxynotus centrina*).

Bei den Echten Haien, der formenreichsten Unterordnung Galeoidea, kommen alle Spritzlochgrößen vor, aber auch Formen mit bei Adulten nicht sichtbarem, völlig rückgebildetem Spritzloch. Eine Liste der Familien (unter Verwendung von Angaben von BIGELOW & SCHROEDER, FOWLER, SMITH u. a.) ergibt folgendes Bild:

##### Vorkommen und Größe des Spritzloches bei Echten Haien

|                   |                                     |
|-------------------|-------------------------------------|
| Orectolobidae     | vorhanden, groß oder klein          |
| Rhincodontidae    | so groß wie das relativ kleine Auge |
| Scapanorhynchidae | vorhanden                           |
| Carchariidae      | vorhanden, klein                    |
| Isuridae          | vorhanden oder fehlend              |
| Alopiidae         | winzig bis verschwindend klein      |
| Scyliorhinidae    | vorhanden                           |
| Triakidae         | vorhanden oder fehlend              |
| Pseudotriakidae   | vorhanden oder fehlend              |
| Carcharhinidae    | vorhanden oder fehlend              |
| Sphyrnidae        | fehlend                             |



Bei der Betrachtung dieser Liste muß berücksichtigt werden, daß die Galeoidea zwei Linien bilden, deren eine die Orectolobidae bis Alopiidae umfaßt, während die Scyliorhinidae bis Sphyrnidae der zweiten zugehören; die Reihenfolge entspricht ihren Abständen von der Basis der Unterordnung, soweit das linear darstellbar ist (WHITE 1937). Der Trend geht also offensichtlich zur Reduktion der Spritzlöcher.

Das wird durch die Feststellung von deutlich ausgebildeten Spritzlöchern bei embryonalen Hammerhaien bestätigt, die mir Dr. CLARK zur Untersuchung überlassen hat (unveröffentlicht).

Eine Untersuchung des Vorkommens und der Größe innerhalb der Familien, die hier aus Raummangel im einzelnen nicht angeführt wird, ergab ebenso wie die Übersicht über die Familien insgesamt eine Bestätigung eines lange bekannten Sachverhaltes. RAY & CIAMPI (1956: 138) formulieren ihn so: Spritzlöcher sind bei Haien des freien Wassers im allgemeinen klein oder fehlen ganz; groß sind sie nur bei bodengebundenen lebenden Formen — feilich nicht allen. Da die Evolution beider Linien der Echten Haie von litoralen Formen zu pelagischen geführt hat, ist die Richtung des Trends und die ökologische Korrelation deutlich; beide sind nun durch eine Analyse der Funktion und der biologischen Bedeutung zu erklären.

Vorher muß aber mehr Material zur Beurteilung des Sachverhaltes beigebracht werden, daß große Spritzlöcher nur bei benthonischen Galeoidea, nicht aber bei allen von ihnen vorhanden sind. Dazu wurden Orectolobidae der eigenen Sammlung sowie des Senckenberg-Museums Frankfurt untersucht. Herrn Dr. KLAUSEWITZ danke ich auch an dieser Stelle für die dazu gebotene Möglichkeit. In der folgenden Tabelle sind außer der Größe des Spritzloches noch die Lage des Ansatzes der ersten Rückenflosse sowie der Abstand zwischen 4. und 5. Kiemenspalte eingetragen, ferner das Areal. Für diese drei Angaben kann nämlich die Evolutionsrichtung sicher beurteilt werden: Als Entstehungs- und Ausbreitungszentrum der Gruppe muß das Seegebiet um Australien gelten; die Rückenflossen liegen bei den Elasmobranchiern ursprünglich beide auf dem Schwanzteil des Körpers, und der Abstand der Kiemenspalten muß ursprünglich wie bei allen anderen Haien gleich groß gewesen sein. Der Vergleich ergab folgendes Bild:

Vergleich mehrerer Angehöriger der Familien Orectolobidae

| Art                                               | Ansatz der D <sub>1</sub>                | Abstand von<br>4. und 5. Kiemenspalte | Spritzlochgröße                   |
|---------------------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|
| <i>Orectolobus ornatus</i><br>(Australien)        | über Hinterende<br>der Bauchflossenbasis | wie zwischen 1. und 2.                | größer als das Auge               |
| <i>Hemiscyllium ocellatum</i><br>(Australien)     | über Mitte<br>der Bauchflossenbasis      | enger als zwischen<br>1. und 2.       | fast so groß wie das Auge         |
| <i>Chiloscyllium indicum</i><br>(Indischer Ozean) | über Mitte<br>der Bauchflossenbasis      | nahe beieinander                      | etwa halb so groß<br>wie das Auge |
| <i>Ginglymostoma cirratum</i><br>(Atlantik)       | vor Beginn<br>der Bauchflossenbasis      | ganz eng beieinander                  | sehr viel kleiner<br>als das Auge |

In mir später zugänglich gewordenem weiterem Material liegen Ammenhaie mit großen Spritzlöchern vor, die dem Auge durch eine Rinne verbunden sind. Die damit belegte funktionelle Beziehung zwischen Spritzloch und Auge auch bei Haien (für Rochen siehe S. 29) entspricht auch der von GILBERT (1963) bekannt gemachten Tatsache, daß das Auge nur bei den Haien eine Nickhaut besitzt, die winzige oder geschlossene Spritzlöcher besitzen, und daß die Muskulatur der Nickhaut aus der der Spritzlochklappe entstanden ist. Ein kleines Spritzloch ist also mit Sicherheit sekundär.

Ammenhaie besitzen ausgeprägte Nasen-Mund-Verbindungen mit Parachaoanen. Das gleiche gilt für die Stierkopphaie, die Heterodontoidea, die als einzige der oben angeführten Unterordnungen mit stets kleinem Spritzloch benthonische Tiere sind (Chlamydoselachoidea und Hexanchioidea sind bathypelagische Formen). Daß Vorkommen und Größe des Spritzloches etwas mit der Atmung zu tun hat, scheint bereits deutlich. Daß die Korrelation zwischen Lebensweise und Spritzlochgröße bei den

litoralen Haien durchbrochen ist, die eine besonders wohlausgebildete Nasen-Mund-Passage und innere Nasenlöcher und damit eine akzessorische Atempassage besitzen, verdichtet diese Annahme.

Den Seekatzen, die nun noch erwähnt werden müssen, fehlen als Adulten die Spritzlöcher. Sie sind embryonal vorhanden, schließen sich aber mit der Ausbildung der Branchiostegalmembran, die als weicher äußerer Kiemendeckel die Kiemenspalten überdeckt und deren Abspreizen als Saugpumpe für die Atmung dient (siehe oben S. 18/19).

Soweit die aus vergleichenden Untersuchungen zusammengetragenen Sachverhalte. Sie scheinen bereits recht eindeutig für die Arbeitshypothese zu sprechen, daß die Spritzlöcher von vornherein Inspirationsöffnungen gewesen sind. Wegen der Bedeutung, die diesem Sachverhalt zugemessen werden muß, erschienen aber eigene Beobachtungen an lebenden Tieren wünschenswert, über die nun berichtet sei.

#### 4.3. Funktion und biologische Bedeutung

Die inspiratorische Rolle des Spritzloches ist, wie schon erwähnt, bei Katzenhaien bereits von DARBISHIRE 1907 untersucht worden. TEICHMANN (1959) hat in Anknüpfung an BAGLIONI (1907), der die Spritzloch-atmung beim Marderhai (*Mustelus*) festgestellt hat, beide Formen untersucht und die inspiratorische Rolle des Spritzloches in der Ruhe und im langsamen Schwimmen bestätigt gefunden.

Unsere eigenen Versuche an Katzenhaien ergaben hierzu nichts Neues. Neu war aber die Feststellung, daß bei narkotisierten Katzenhaien der Spritzlochverschluß unterbleibt und dann aus dem Spritzloch Expirationswasser austritt (siehe oben S. 10 und Abb. 8). Das zeigt, daß der Spritzlochverschluß in der Expiration zum Unterschied von dem passiven Verschluß der anderen Kiemenspalten in der Inspirationsphase eine aktive Leistung ist.

Bei narkotisierten Nagelrochen blieb die sichtbare Bewegung der Spritzlochklappen auch in der Narkose erhalten (siehe oben S. 12). Sie führte allerdings auch hier nicht zum Verschluß der Öffnung, sondern sperrte sie nur halb; das Expirationswasser konnte dann noch austreten. Es könnte sein, daß das gleiche auch bei den Katzenhaien der Fall ist, die darauf nicht näher untersucht wurden; die Feststellung, daß der Spritzlochverschluß eine aktive, durch Narkose ausschaltbare Leistung ist, bleibt davon unberührt.

Unsere weiteren Untersuchungen galten der Frage nach der Mechanik, der biologischen Bedeutung und dem Auslösen der „Spritzens“, des Ausstoßens von Wasser aus den Spritzlöchern. Es wird allgemein als „Umkehr des Atemwasserstromes“ beschrieben und als Reinigungsmaßnahme für die Spritzlöcher aufgefaßt. Nach RAND (1907) war bekannt, daß das Spritzen spontan auftritt, aber auch durch mechanische Reizung oder Einführen von Fremdkörpern — auch einseitig — ausgelöst werden kann.

Der Spritzlochverschluß kann also nach Reizung oder auch ohne erkennbare äußere Ursache unterbleiben; dann tritt in der Expiration Wasser aus. Die Bedeutung dieses Wasseraustrittes als Reinigungsreflex ergab sich aus einer zunächst beiläufigen Beobachtung in einem noch weiteren Sinne. Zur Prüfung der Narkose-Tiefe verwandte ich auf Vorschlag von Herrn Dr. SCHMIDT, Heidelberg, den Cornea-Reflex. Bei Landwirbeltieren löst die Berührung der Cornea ein Augen- und Lidzucken, bei anhaltendem Reiz vermehrtes Tränen aus. Bei Rochen führte die Berührung der Cornea außer einem Augenzucken auch zum Spritzen. Die biologische Bedeutung ist unmittelbar einsichtig: Das Spritzloch liegt so dicht hinter dem Auge, daß der beim Spritzen austretende Wasserstrom auch das Auge bespült. Im natürlichen Geschehen wird die Reizung des Spritzloches und eine Gefahr für das Auge, etwa durch absinkende Fremdkörper oder aufgewirbeltes Sediment, vielfach oder fast immer zusammenfallen. Das Spritzen dient also auch der Reinigung des Auges. Wir werden diesen Sachverhalt zur Erörterung des Tränengangsproblems heranziehen.



Auffällig war, daß auch bei der flachen Atmung narkotisierter Tiere der Spritzlochschwall sehr kräftig war. Ebenso ließ sich feststellen, daß ein zu Beginn des Spritzlochverschlusses gesetzter Reiz den Verschuß aufhielt, daß das Spritzen aber erst bei der nächsten Expiration die volle Kraft erreichte. Die Wiederholung der Experimente unter Beobachtung des Mundes ergab, daß das Spritzen dadurch in voller Stärke erfolgt, daß bei der vorangehenden Inspirationsphase der Mund geöffnet wird. Das Spritzwasser wird also zusätzlich, und zwar durch den Mund, aufgenommen; das Atemwasser tritt nämlich während des Spritzens aus den Kiemen aus.

Mundatmung ist bei Rochen schon länger bekannt. RAND hat sie bei *Raja* an beruhigten Tieren im Liegen, bei ungestört liegenden Tieren vor dem Abschwimmen sowie bei schwimmenden Tieren beobachtet. Eigene Beobachtungen in den Schaubecken der Station bestätigten dies und ergaben das gleiche für die Flügelrochen (*Myliobatis*) und Stechrochen (*Dasyatis*): Sie alle öffnen den Mund beim tiefen Durchatmen vor dem Abschwimmen und während des Schwimmens, jeweils in der Inspirationsphase.

Wir können also feststellen, daß das Spritzen nicht eine Umkehr des Atemwasserstromes bedeutet; die Atemwasserführung von den Spritzlöchern zu den Kiemen wird nicht berührt, sondern von einer zusätzlichen Wasserführung durch Mund und Spritzlöcher gekreuzt und überlagert (siehe auch v. WAHLERT 1966).

Ferner können wir sagen, daß zwischen der Atmung der Haie und der der Rochen nur ein gradueller, kein prinzipieller Unterschied besteht: Bei beiden dienen sowohl Mund wie Spritzloch als Inspirationsöffnungen. Endlich zeigen die Dornhaie mit ihrer Spritzlochatmung, daß die gesteigerte Rolle der Spritzlochatmung nicht auf die Rochen beschränkt ist, sondern allen Selachii ohne Afterflosse zukommt.

Die inspiratorische Funktion ist die einzige sicher bekannte Funktion des Spritzloches. Sie kann seine Entstehung und seine völlige Rückbildung erklären, nicht aber die Erhaltung kleiner, offensichtlich zum Einatmen zu enger Passagen bei Formen, die auf eine solche Atempassage auch nicht mehr angewiesen sind. Das muß mit der Funktion der im Spritzloch liegenden Pseudobranchie zusammenhängen, die, über ein Wundernetz an die Carotis angeschlossen und nur arteriell versorgt, die Blutzufuhr zu Auge und Gehirn regelt (BERTIN 1958). Dazu scheint bei den Formen, die nicht ständig durch passive Atmung hyperventiliert sind, Information über das äußere Atemmilieu zu gehören. Diese Annahme würde das Vorliegen von Spritzlöchern erklären, denen keine Bedeutung als Atempassagen zuerkannt werden kann; das verbleibende Lumen würde hingegen für die Versorgung eines Chemorezeptors mit Seewasser wohl noch ausreichen.

Wir gehen nunmehr für unsere weiteren Untersuchungen davon aus, daß wir in den Spritzlöchern Inspirationsöffnungen zu erblicken haben. Für eine Beurteilung ihrer Entstehung mit dieser Funktion und der Rolle, die ihre Entstehung in der Evolution der Gnathostomen gespielt hat, seien zunächst noch einige Befunde über akzessorische Atemwege bei anderen Fischen mitgeteilt.

#### 4.4. Akzessorische Atemwege bei anderen Fischen

Akzessorische Atemwege sind bei Fischen keineswegs selten. Sie treten in weit größerer Häufigkeit als bisher angenommen bei Bodenfischen auf und scheinen aus leicht ersichtlichen Gründen sogar unentbehrlich, wenn der Mund als Atemöffnung ausfällt. Das ist insbesondere dann der Fall, wenn der Mund als Saugorgan dient. Der vom Mund gebildete Saugkreis darf ja nicht zur Aufnahme von Atemwasser gelockert oder gesprengt werden.

Bereits in die Handbuchliteratur eingegangen sind die Befunde von HORA (siehe BERTIN 1958). So besitzt die Homalopteride *Sewellia* neben dem Mund Atemöffnungen, die offensichtlich aus Mundwinkel-Divertikeln entstanden sind (Abb. 28); das stellt eine offensichtliche Parallele zu der Mundwinkelatmung der Haie (siehe oben S. 21) dar. Bei der Schmerle *Gyrinocheilus* wird das Atemwasser den Kiemen von rückwärts, unter dem Kiemendeckel, zugeführt; der Kiemendeckel ist dafür nicht nur funktionell,



sondern auch morphologisch in einen zuleitenden und einen ableitenden Teil differenziert (Abb. 29). Diese Differenzierung der ableitenden Kiemenregion verdient unser besonderes Interesse im Hinblick auf die Entstehung des Spritzloches.

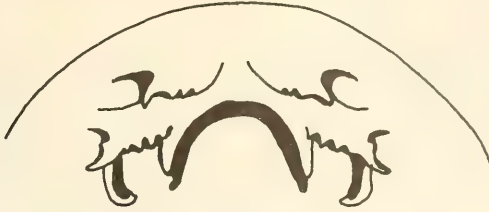


Abb. 28. Mund der Homalopteride (Ostariophysi) *Sewellia* mit seitlichen Inhalationsöffnungen, nach HORA.

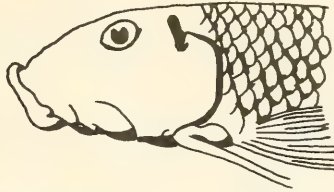


Abb. 29. Seitenansicht des Kopfes der Schmerle (Ostariophysi) *Gyrinocheilus* mit Inhalationskerbe am Oberrand des Kiemendeckels, nach HORA.

Auch Panzerwelse gehen, wenn sie sich mit dem Mund ansaugen, zur direkten Beatmung der Kiemen über; wie mir Herr Diplombiologe D. Vogt, Stuttgart, mitteilt, scheint diese Atemweise sehr weit verbreitet, keineswegs auf Welse beschränkt zu sein und auch den Rückstrom vorbeifließenden Wassers unter die Kiemendeckel auszunutzen. In eigenen Untersuchungen haben wir Panzerwelse der Gattung *Plecostomus* (Abb. 30) beobachtet, wobei wir Tusche-markiertes Wasser verwandten. Hier ergab

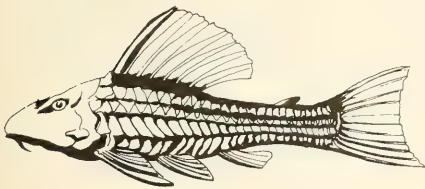
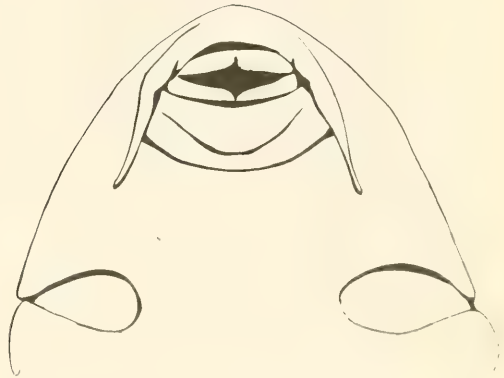


Abb. 30.  
Gesamtansicht des Panzerwelses, *Plecostomus commersonii*, umgezeichnet nach STERBA.

Abb. 31.  
Kopfunterseite von *Plecostomus commersonii*,  
Ex. Stgt. 4783.



sich der aus früheren Beobachtungen bereits erschlossene Sachverhalt, daß diese Tiere trotz festgesaugtem Munde Atemwasser durch die Mundwinkel aufnehmen. Die morphologische Untersuchung ergab folgendes Bild: In den Mundwinkeln stehen Barteln, in deren Achseln Häutchen vorhanden sind. Die Basis der Barteln ist an der Bildung des Saugkreises beteiligt. Zwischen den Barteln und dem eigentlichen Mundrand, durch die mit Häutchen ausgestatteten und so ventilartig wirkenden Achseln kann bei hinreichend starkem Sog Wasser eintreten, ohne daß der zum Ansaugen nötige Unter-

druck aufgehoben wird (Abb. 31). Es gibt also selbst bei angesaugtem Mund eine Atmung durch die Mundwinkel. Wir können daher Verhältnisse wie bei *Plecostomus* als Vorstufe zu solchen von *Sewellia* und von *Gyrinocheilus* betrachten, wo die bei *Plecostomus* beobachteten Wasserführungen morphologisch differenzierte Passagen erhalten haben.

#### 4.5. Evolution und evolutorische Rolle

Die inspiratorische Funktion der Spritzlöcher ist durch die Beobachtung lebender Tiere auch für Haie sichergestellt. Da die Spritzlöcher aus Kiemenspalten, also Organen der respiratorischen Wasserführung, entstanden sind, ist ein Funktionswechsel von ableitenden zu zuleitenden Funktionen die nächstliegende Erklärung für die morphologische Differenzierung gegenüber den anderen Kiemenspalten. Daß es solch einen Funktionswechsel im abführenden Kiemenbereich gibt, zeigen analoge Fälle unter Knochenfischen. Beim Vergleich der Unterschiede im Vorkommen, der Größe und der biologischen Bedeutung der Spritzlöcher hat sich ihre Beurteilung als immer schon inspiratorisch wirkende Öffnungen bewährt. Vorweg ließ sich ein Funktionswechsel aus theoretischen Überlegungen bereits als Voraussetzung für die Entstehung des Kieferapparates fordern, und nach Lage der Dinge konnte es sich dabei nur um den Wechsel zur inspiratorischen Funktion handeln. Aus all dem sehen wir die Beweisführung für unsere Arbeitshypothese als hinreichend gesichert an. Das Spritzloch ist demnach aus der mandibulären Kiemenspalte nicht erst als Folge, sondern als Voraussetzung der Anlagerung des Hyoidbogens an den mandibulären Kiefer entstanden. Die so entstandene Lösung für eine Mundbewehrung und die Atemwasserführung haben wir an anderer Stelle mit denen der rezent vertretenen Agnathen-Linien verglichen (v. WAHLERT 1965, 1966).

Der Hyoidbogen ist dem Kieferbogen zunächst als hinteres Widerlager angelagert; seine suspensorische Funktion kann erst jünger und sekundär sein. Nur diese Reihenfolge erklärt nämlich ein Problem, das noch GOODRICH (1958) als unauflösbares Dilemma erschien, obwohl er die Reihenfolge der Entstehung von Spritzloch und Kieferapparat ganz wie hier dargestellt sah (vgl. dazu die Fußnote bei GOODRICH S. 149). Die Hyomandibularia der Fische konnten bisher nicht homologisiert werden, weil sie ganz unterschiedliche Lagebeziehungen zu zweifellos homologen Gefäßen, Nerven und zumindest homiologen Muskeln aufweisen (siehe Abb. 32). Ebenso war die Deutung der bei Chimären und Dipnoi vorhandenen offensichtlichen Rudimente des Hyomandibulare fraglich; ihre Lage entspricht bei den Chimaerae der des Hyomandibulare der Knochenfische, bei den Dipnoi der bei Selachiern eher als der der jeweiligen Schwestergruppe. Diese Schwierigkeit wird ausgeräumt, wenn man aus den hier vorgetragenen Sachverhalten den Schluß zieht, daß die Anlagerung des Hyomandibulare an den Schädel erst nach Eintritt des Hyoidbogens in den Kieferapparat erfolgt ist, und zwar unabhängig, parallel zueinander in den einzelnen Untergruppen der Knorpel- und Knochenfische. Wir dürfen wohl die Auflösung dieses Problems als weiteren Beweis für die Fruchtbarkeit der hier erarbeiteten Einsichten ansehen.

Das nun erarbeitete Bild der Entstehung des Kieferapparates ist in den Abbildungen (Abb. 33) dargestellt. Nach den neuesten Untersuchungen (MILES 1964, 1965, bei v. WAHLERT 1966 noch nicht berücksichtigt) haben bereits die Acanthodier ein dem Oberkiefer angelagertes Hyomandibulare und nach Auffassung dessen Entdeckers auch ein funktionelles Spritzloch gehabt (das aber bei Adulten geschlossen gewesen sein kann; Begründung dafür siehe v. WAHLERT 1966). Für die Placodermen gilt heute der Besitz von Spritzlöchern allgemein als sicher (MILES 1965). Vielleicht war die Spritzlochenstehung auch schon Anlaß zur Entstehung des Kiefers aus dem Mandibularbogen, indem sie ihn von seiner Funktion als Kiemenbogen entband.

Für die uns bekannten Gnathostomen gehört die Anlagerung des Hyoidbogens an den Kiefer und die Umwandlung der ersten Kiemenspalte jedenfalls zum Grundbau-

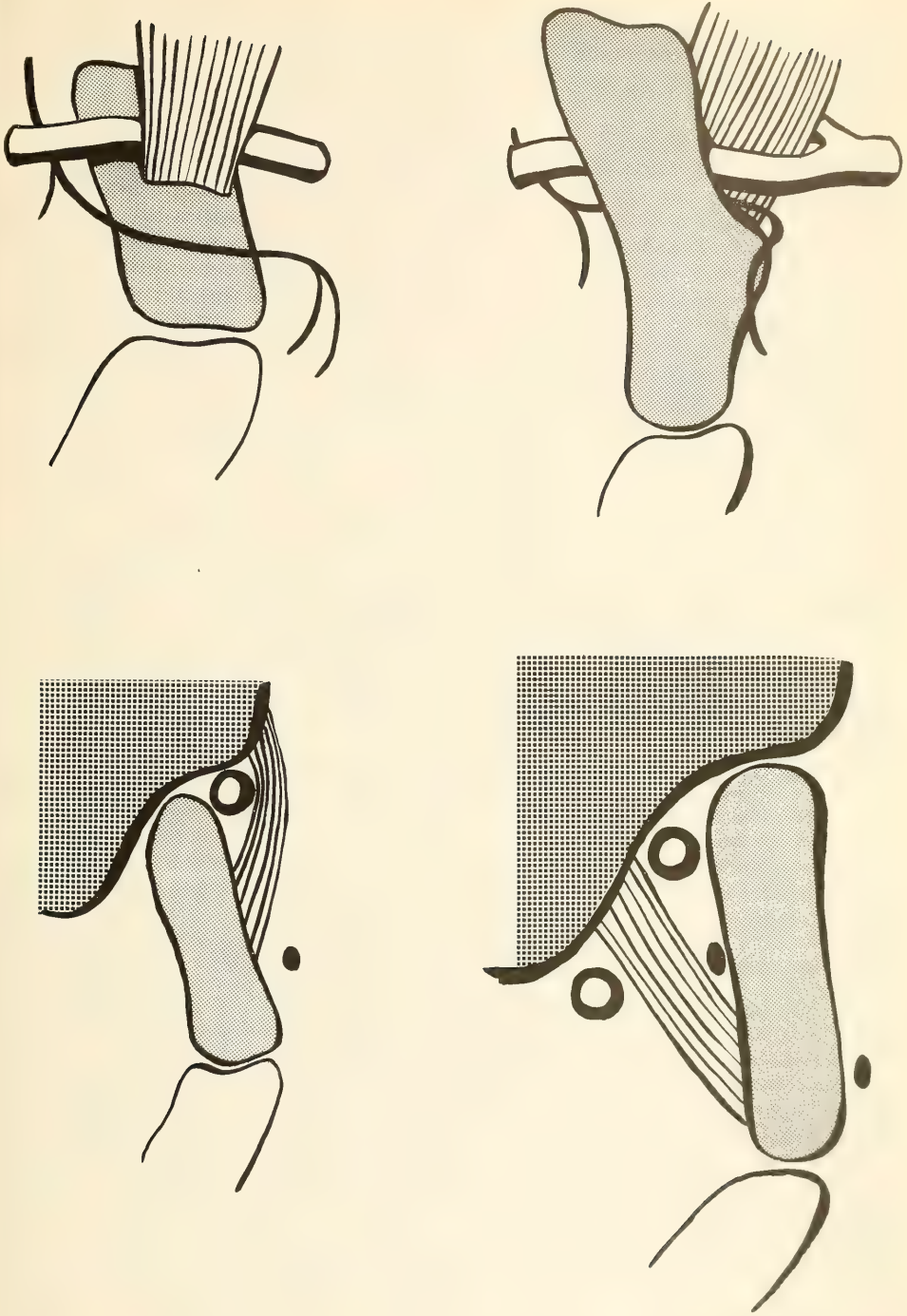


Abb. 32. Lagebeziehungen von *Hyomandibula* (feiner Raster) am Schädel (untere Reihe, grober Raster). *Musculus levator hyomandibulae* (gestreift), *Vena capitis lateralis* (weiß) und Nerv (schwarz) bei *Selachii* (links) und *Polypterus* (rechts) in Ansicht von links (obere Reihe) und im Transversal-Schnitt (untere Reihe). Umgezeichnet nach GOODRICH.



plan. Verfolgen wir nun deren weitere Geschichte. Bei den Knorpelfischen haben die Holocephalen das Spritzloch geschlossen, da es unter die Opercularklappe gerät, die als Saugpumpe das Kiemenwasser abzieht und dadurch sogar den ganzen Atemwasserstrom in Bewegung setzen kann. Innerhalb einer Saugpumpe, die mit verbrauchtem Atemwasser gefüllt ist, ist eine Inspirationsöffnung naturgemäß funktionsunfähig und sinnlos. Bei den Haien haben die Chlamydoselachioidea, Hexanchoidea und die Mehrzahl der Galeoidea das Spritzloch mit dem Übergang zur pelagischen Lebensweise verkleinert oder geschlossen, weil es als Inspirationsöffnung bei der zunehmenden Bedeutung der Mundatmung entbehrlich wurde. Bei den Heterodontoidea und Orectolobidae ist es ebenfalls verkleinert worden, hier bei benthonischer Lebensweise im Zusammenhang mit der besonders leistungsfähigen Ausbildung der Nasen-Mund-Verbindung. Bei den Selachii Ananalia (v. WAHLERT 1966) ist das Spritzloch als inspiratorische Öffnung noch wichtiger geworden; das gilt nicht nur für die benthonischen Meerengel und Sägehaie und die Rochen, sondern auch für die zwar vielfach litoralen, aber nicht benthonischen Dornhaie (Squaloidea); es ist vergrößert und bereits bei den Haien dieser Evolutionslinie noch weiter nach dorsal gerückt und stand so den zum Eingraben in den Boden übergehenden Formen als dafür notwendige Präadaptation zur Verfügung.

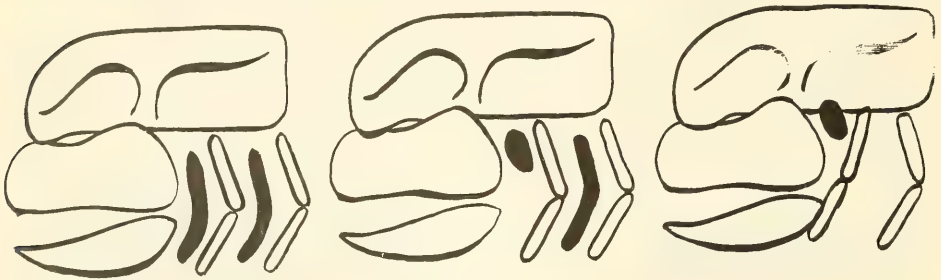


Abb. 33. Bildung des Spritzloches aus der mandibulären Kiemenspalte und des Kieferapparates durch Anlagerung des Hyoidbogens an den Kieferbogen. Rekonstruktion.

Bei den Knochenfischen fehlt das Spritzloch den Lungenfischen, was angesichts des gleich zu besprechenden Vorkommens bei Teleostomen als sekundär angesehen werden muß; ob der Übergang zur Luftatmung dafür ein hinreichender Grund ist, muß angesichts des Fortbestehens der Kiemen und ihrer Bewässerung (zur Respiration und zur Exkretion) fraglich erscheinen. Die Rhipidistia besaßen Spritzlöcher, *Latimeria* hat nur noch eine Spritzlochhöhle, *Polypterus* besitzt ein Spritzloch ohne Pseudobranchie, *Acipenser* und *Polyodon* beides, *Lepisosteus* und *Amia* sowie einige andere Actinopterygii nur noch eine Pseudobranchie, die dann umwachsen oder in Gewebe eingesenkt sein kann. Die Ursachen für diese unterschiedlichen Verhältnisse bedürfen noch einer genaueren Untersuchung, für die aber wohl erst eine bessere Kenntnis der Physiologie der Pseudobranchie abgewartet werden muß.

Für den uns hier interessierenden Zusammenhang, nämlich die Mechanik und Biologie der Atmung der Knorpelfische, dürfen wir die Rolle des Spritzloches wohl als weitgehend geklärt ansehen.

## 5. Nasengänge der Teleostomi

### 5.1. Der Tränen gang

Der Tränen gang führt bei den Tetrapoden die Tränenflüssigkeit der Augen in die Nase ab. So zweckmäßig der Gang erscheint, so bedarf es doch einer Begründung, warum die Augen ausgerechnet zur Nase drainiert werden. Ferner bedarf einer Erklärung, wieso der Tränen gang offensichtlich schon bei Rhipidistiern vorhanden war,

darunter Formen wie *Eusthenopteron*, der, nach seiner Schwanzflosse zu urteilen, sicher nicht amphibisch lebte. Tränen und deren Ableitung können doch erst beim Verlassen des Wassers und drohender Austrocknung des Auges eine biologische Bedeutung haben; bei einem nur gelegentlichen Herausstrecken der Augen aus dem Wasser müßte die Feuchthaltung durch das äußere Milieu ausreichen.

Für die Herkunft des Tränenganges bestehen mehrere Theorien. JARVIK vertritt die Auffassung von ALLIS, nach der der Tränengang aus dem hinteren Nasengang entstanden sei; er schreibt *Porolepis* zwei hintere Nasengänge mit eigenen Schädeldurchbrüchen, *Holoptychius* zwei weiche hintere Nasengänge mit gemeinsamer knöcherner Führung zu. Für *Eusthenopteron* nimmt er einen oberflächlichen Knochenkanal an, der das vordere Nasenloch mit dem Auge verbunden hat.

Dieser Auffassung fügt sich eine eigene Beobachtung an *Polypterus* an. Das hintere Nasenloch liegt bei diesen Fischen, wie schon MATTHES 1934 erwähnt, als halbmondförmiger Schlitz unmittelbar vor dem Auge. Bei einem mir vorliegenden *Polypterus*-Schädel ist die von der Schnauzenspitze zum Auge ziehende Naht zwischen Maxilla und angrenzenden Knochen auffällig tief eingesenkt. Man könnte auch daran denken, daß das Lacrimale der Tetrapoden, dessen Länge so auffällig von der der anderen Circum-Orbital-Knochen absticht, einen Deckknochen darstellt, der die zunächst als Rinne ausgebildete Verbindung zwischen vorderer Nasenöffnung und Auge abgedeckt hat. Es wäre ferner daran zu erinnern, daß der Tränengang noch bei höheren Tetrapoden zunächst als Rinne angelegt wird.

Es ist also keineswegs sicher, daß der Tränengang der Tetrapoden aus einem hinteren Nasengang entstanden ist. SCHMALHAUSEN ist überdies der Auffassung, daß die Verbindung zwischen Nase und Auge sich eines vorhandenen Sinneskanals bedient habe, der dann zum Tränengang geworden sei.

Bei dieser Ungewißheit muß ferner damit gerechnet werden — wie dies JARVIK tut —, daß die Tränengänge untereinander keineswegs strikt homolog zu sein brauchen.

Unabhängig von diesen Erwägungen stellt sich die Frage nach der ursprünglichen Bedeutung dieser Verbindung, mit der sie bereits bei Wassertieren entstanden sein kann.

Als die Vorformen der Tetrapoden das Wasser zu verlassen begannen, muß unter ihren anderen Präadaptationen offensichtlich der Gang bereits vorhanden gewesen sein, der den Überschuß der nun entstehenden Tränenproduktion abführte. Er muß bereits eine Funktion gehabt haben, und es liegt nahe, ihm eine Funktion im gleichen Funktionskreis zuzuschreiben, also dem Schutz des Auges durch Flüssigkeit. Da das Austrocknen bei Wassertieren keine Gefahr darstellt, kann es sich dann nur um die Entfernung von Fremdkörpern gehandelt haben. Hier gewinnt nun unsere schon angeführte Beobachtung an Rochen Interesse (siehe S. 29) sowie die noch nicht näher untersuchten Beziehung der Spritzlöcher zu den Augen bei Haien (S. 28).

Bei den Rochen bespült das Spritzwasser auch die Augen; wir haben festgestellt, daß dieses Ausstoßen von Wasser aus dem Spritzloch sogar vom Cornea-Reflex erfaßt wird. Das führt zu der Annahme, daß die Vorfahren der Tetrapoden ebenfalls eine Möglichkeit besaßen, das Auge durch darübergespritztes Wasser sauberzuspülen, und daß sie sich dazu eines aus der Nase ausgestoßenen Wasserstromes bedienten.

Dazu gehört nun außer der Verbindung zum Auge durch eine abgedeckte Rinne oder eine andere Passage ein Pumpmechanismus. Dafür kommt die Mundpumpe in Frage, die ja bei den Dipnoi auch der Nasenbewässerung dient; sie kann sicher einen Druck ebensogut ausüben wie einen Sog. So wäre nun das Vorhandensein von insgesamt drei Nasengängen nötig: dem vorderen, dem inneren und dem zum Auge führenden. Die von JARVIK mit morphologischen Mitteln rekonstruierte Dreizahl läßt sich also auch funktionell begründen.

Eigene Pumpeinrichtungen der Nase scheinen bei den Rhipidistiern ebensowenig vorzuliegen wie bei den Dipnoi. Wir müssen ihre Entstehung aber für die Actinistia

und Actinopterygii annehmen, wie wir gleich besprechen werden. Hier sei noch einmal festgehalten, daß unsere Befunde für die Frage nach der Herkunft der Tränengänge keine neuen Gesichtspunkte ergeben; wohl aber läßt sich nunmehr eine funktionelle Erklärung liefern, warum die Tränengänge vor den Tränendrüsen entstanden sind: Sie werden der Zuführung von Augenspülflüssigkeit gedient haben, dem wie bei den Rochen unter Benutzung vorhandenen Pumpeinrichtungen herangeführten Wasser. Nachdem dann bei den Landwirbeltieren das Auge seine eigene Flüssigkeit erzeugte, bediente es sich des vorhandenen Kanals nun zur Ableitung des Überschusses an Tränenflüssigkeit.

## 5.2. Die äußeren Nasenöffnungen

*Latimeria* besitzt keine inneren Nasenöffnungen; der hintere Nasengang mündet außerhalb des Mundes über dem Mundwinkel. Die Beziehung zum Mundwinkel, den wir bei Haien als akzessorische Atemöffnung kennengelernt haben, bleibt also erhalten; ob dieser Lagebeziehung auch eine funktionelle Beziehung entspricht, kann noch nicht entschieden werden. Über das Vorhandensein einer Pumpmechanik zur Bewässerung der Nase geben die bisherigen Veröffentlichungen keinen Aufschluß.

Von Interesse ist in diesem Zusammenhang *Polypterus*, der den Crossopterygiern nächststehende rezente Actinopterygier. Bei ihm liegt die hintere Nasenöffnung als halbmondförmiger Schlitz unmittelbar vor dem Auge. Die Nasen selbst besitzen außer der mit Riechepithel ausgestatteten Kammer noch eine weitere, die mit glatter Muskulatur versehen ist (MATTHES 1934). Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß hier ein Nasen-eigener Pumpapparat vorliegt, der die Nase von anderen aktiv oder passiv erzeugten Wasserführungen unabhängig macht — und sicher zu einem kräftigen Wasserausstoß in der Lage ist.

Bei allen anderen Actinopterygiern sind ebenfalls nur äußere Nasenöffnungen vorhanden, meist dicht hintereinanderliegend und offensichtlich durch den Wasserstau passiv bewässert. Bei *Astrocopus*, einem Petermännchen, sollen innere Nasenöffnungen vorliegen (DAHLGREN 1908), über deren Homologie aber nichts bekannt ist. Es scheint überhaupt, daß die Homologie auch der hinteren, äußeren Nasenlöcher der Actinopterygier noch nicht als endgültig geklärt angesehen werden kann; sie könnten den inneren hinteren Nasenöffnungen der Choanata homolog sein, oder den Tränengangsöffnungen, oder aus einer späteren Unterteilung der vorderen Nasenöffnungen entstanden. Diese Frage wie auch die nach der Homologie des hinteren einzigen, oberhalb des Mundwinkels, aber nicht am Auge liegenden Nasenloches von *Latimeria* muß als zur Zeit völlig offen gelten. Bei den Actinistia dürften auch die Nasen von der Verbreiterung des Mundes beeinflusst worden sein, von der im folgenden Abschnitt zu sprechen ist.

## 6. Zusammenfassung und Ausblick

Für die zu Beginn der Arbeit gestellten Fragen haben sich eindeutige Antworten ergeben: Die Unterdrückung des Atemreflexes bei der passiven Atmung kann auf eine Hyperventilation zurückgeführt werden; die Nasen-Mund-Verbindungen der Knorpelfische sind ursprünglich und dienen in erster Linie der Wasserführung der Nase durch den Mund; das Spritzloch muß als akzessorischer Atemweg der Gnathostomen und als Voraussetzung, nicht erst als Ergebnis der Entstehung des Kieferapparates gelten. Die damit gewonnenen Einsichten in funktionelle, morphologische und ökologische Aspekte der Evolution der Gnathostomen erlauben eine präzise Beurteilung der phylogenetischen Stellung insbesondere der Acanthodii und der einzelnen Knochenfischlinien. Vor allem ergibt die Homologisierung der Nasen-Mund-Region der Knorpelfische mit dem vorderen Munddach der Knochenfische eine lange vermißte genaue Einordnung der Dipnoi und der Actinistia. Sie sei deswegen hier noch einmal abschließend kurz erörtert.



Die Homologisierung erfolgt auf Grund der topographischen und funktionellen Identität der Nasen-Mund-Verbindungen. Sie schließt die Aussage ein, daß der Mund der Knochenfische gegenüber dem der Knorpelfische vorgeschuht ist, und schreibt die Deutung des gleichen ontogenetischen Vorganges bei *Neoceratodus* als Rekapitulation vor.

Bei der Homologisierung haben wir die Knorpelfische direkt mit den Gnathostomen verglichen, die einen breiten Mundspalt, als seine Versteifung neben dem medianen Prä-(Inter-)Maxillare seitliche Maxillaria sowie einen geschlossenen primären Gaumen im ganzen Bereich zwischen den Kiefern besitzen; dies ist in vollständig übereinstimmender Weise bei den Rhipidistern und *Polypterus*, ferner bei den Tetrapoden und mit einigen Änderungen bei den anderen Actinopterygii der Fall.

Weder von den Lungenfischen noch von den Actinistia sind seitliche Oberkiefer-Deckknochen bekannt, und die Gaumenbeine sind auf relativ kleine Flächen an der Schädelbasis beschränkt. Beides wurde bisher als unerklärte Rückbildung beurteilt, die einen genauen Anschluß und eine präzise Zuordnung unmöglich machte. Jetzt erweisen sich diese Zustände als offensichtlich ursprünglich. Lungenfische und Actinistia besitzen demnach Schädel, die die bisher vermißten Elemente nie besessen zu haben scheinen.

Diese Auffassung ist inzwischen an rezenten und fossilen Lungenfischen überprüft worden und bewährt sich auch bei *Latimeria*; darüber wird an anderer Stelle ausführlich berichtet werden. Lungenfische und Actinistia sind also nicht unkontrollierbar reduzierte und damit dem Vergleich und der genauen Einordnung entzogene aberrante Seitenzweige der frühen Knochenfische. Diese Deutung ergab sich aus der typologischen Fixierung auf die Rhipidistier-Zustände, die uns als Vorstufe der Tetrapoden-Schädel zwar aufschlußreich erscheinen müssen, nicht aber als Grundlage zur Beurteilung der ihnen vorausgehenden Zustände dienen können. Bisher waren wir zu der unbeweisbaren Hilfshypothese gezwungen, daß es noch unentdeckte Formen gegeben haben müsse, die zwischen Rhipidistern, Lungenfischen und Actinistia vermittelten. Diese Annahme ist jetzt unnötig: Wir können Lungenfische und Actinistia als Vertreter zweier Evolutionsstufen fassen, die den Rhipidistern vorangegangen sind. Die so erkannte „additive Typogenese“ (HEBERER) des Rhipidistier-Schädels steht in vollständiger Übereinstimmung mit den Ergebnissen des Flossenvergleiches, mit dem die gemeinsame Abstammung und das Schwestergruppenverhältnis der Knorpelfische und Knochenfische begründet wurde (v. WAHLERT 1962); sie liefern ferner einen Hinweis für die Bedeutung des bisher nicht allzu aussagekräftigen Befundes, daß die Archipterygien der Actinistia denen der Lungenfische noch ähnlicher sind als die deutlich gedrungeneren, kräftigeren Flossenskelette der Rhipidistia.

Wir können die Entstehung des Schädels der gemeinsamen Stammgruppe der Actinopterygii und Tetrapoden nunmehr wie folgt darstellen:

1. Vorschuhung des Mundes, Anheftung der neuen Oberkieferspitze an die Schädelspitze: erhalten bei den Dipnoi,
2. Wiedererlangung einer Beweglichkeit des Oberkieferbereiches durch Gelenkbildung im Schädel (Kraniokinetik): erhalten bei den Actinistia,
3. Verbreiterung des Mundes, Bildung der seitlichen Oberkieferknochen und des dahinterliegenden Gaumens: Rhipidistia, erhalten bei den anschließenden Tetrapoda und Actinopterygii.

Das so gewonnene Bild ist widerspruchsfrei und geschlossen; es benötigt keine unbeweisbaren Hilfsannahmen wie die der Existenz unbekannter Zwischenformen und ist morphologisch, funktionell und mit biologischen Sachverhalten gesichert und überprüfbar. Es weist *Latimeria* eine gegenüber ihrer bisherigen Beurteilung noch wichtigere Stellung zu und wird durch nun mögliche Untersuchungen an dieser Art weiter zu ergänzen sein. Die phylogenetischen Beziehungen, die sich nun ergeben haben, sind im folgenden Dendrogramm dargestellt.

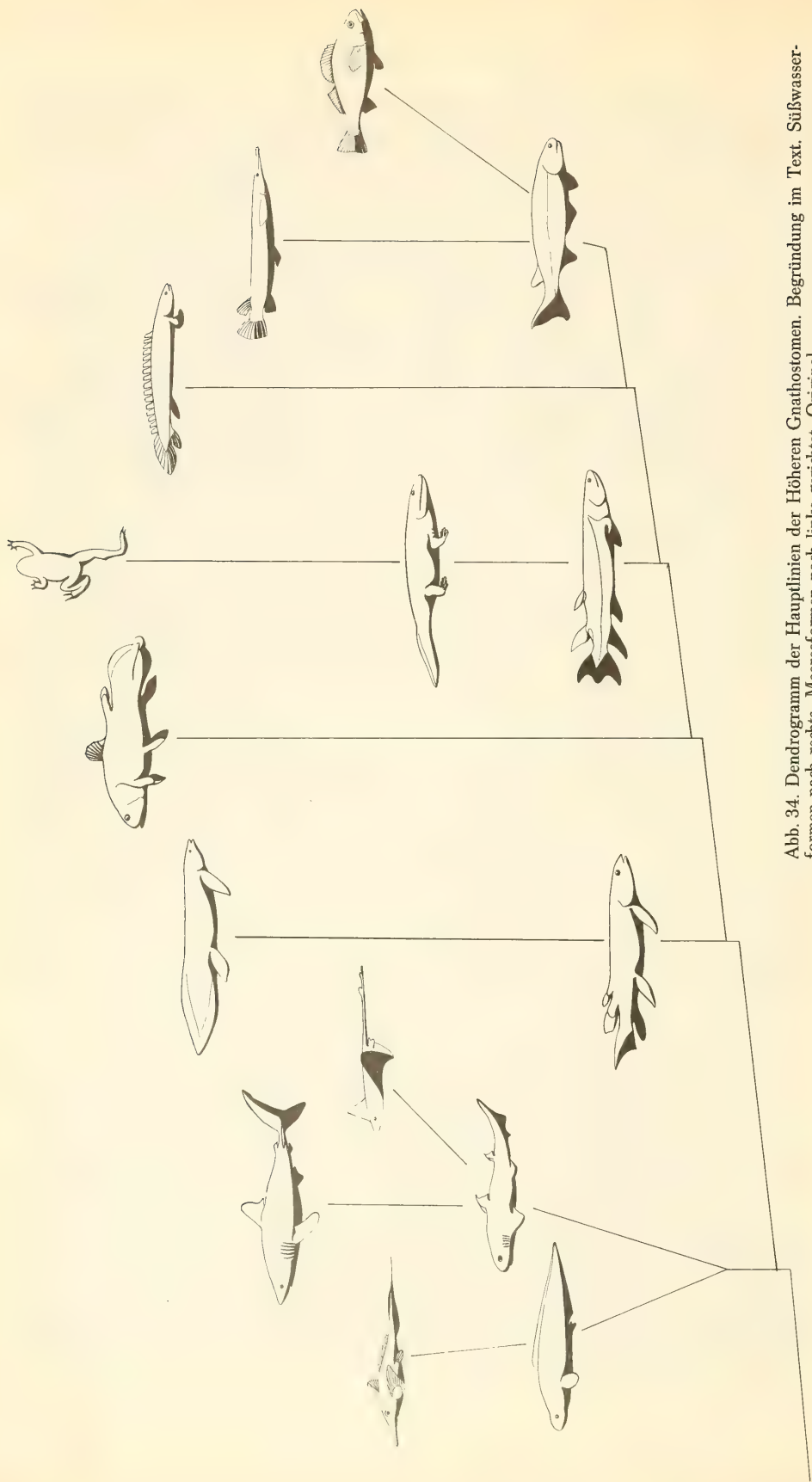


Abb. 34. Dendrogramm der Hauptlinien der Höheren Gnathostomen. Begründung im Text. Süßwasserformen nach rechts, Meeresformen nach links gerichtet. Original.

## 7. Summary

Experimental hyperventilation of anesthetized *Scyliorhinus* resulted in suspension of respiratory movements similar to the absence of active pumping observed in passively breathing free-swimming sharks.

Naro-oral grooves are shown to be an original primitive feature of chondrichthyes serving as passages through which the water is sucked through the noses into the mouth. The noses of the Chondropterygii and the Sarcopterygii are homologized which implies that the preoral region of the former group has been brought into the roof of the mouth of the latter group by a forward shift of the mouth. This forward shift is seen in the embryology of *Neoceratodus*.

The spiracle is an accessory inspiratory opening and has evolved in the early benthonic gnathostomes; its evolution has permitted the attachment of the hyoid arch to the mandibular arch.

The Dipnoi and the Actinistia are believed to have never possessed the broad mouth and lateral jaw bones of other bony fish; they should be regarded as fore-runners rather than sidelines of the rhipidistian stock.

## 8. Literatur

- ATZ, J. W.: Narial Breathing in Fishes and the Evolution of Internal Nares. — *Quart. Rev. Biol.* 27, 1952.
- BAGLIONI, S.: Zitiert nach TEICHMANN.
- BERG, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. — VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin, 1958, herausgegeben von W. GROSS.
- BERTIN, L.: Organes de la Respiration Aquatique. — In: *Traité de Zoologie* (Ed. P. P. GRASSE) 13, 2, 1958.
- Appareil Circulatoire. Ebenda.
- BERTMAR, G.: The Olfactory Organ and Upper Lips in Dipnoi. — *Acta Zoologica* 46, 1965.
- BIGELOW, H. H., & SCHROEDER, W.: Sharks. — (Fishes of the Western North Atlantic pt. I.) Mem. Sears Foundation Marine Res. 1, New Haven, 1948.
- BOCK, W. J.: The Role of Adaptive Mechanisms in the Origin of Higher Levels of Organization. — *Syst. Zool.* 14, 4, 1965.
- DAHLGREN, U.: Zitiert nach BERTIN, L., 1958.
- DANIEL, J. F.: The Elasmobranch Fishes. — University of California Press, Berkeley, 1934.
- DARBISHIRE, A. D.: On the Direction of the Aqueous Current in the Spiracle of the Dogfish. — *J. Linn. Soc. (Zool.)* 30, 1907.
- DEAN, B.: Chimaeroid Fishes and Their Development. — Carnegie Institution, Washington D. C., 1906.
- EVERLING, E.: Flugtechnik. — In *Hdwb. d. Naturw.* IV, 1934.
- GILBERT, P.: Electrocardiographic Studies of Free-Swimming Sharks. — *Science* 140, 3574, 1963.
- The Visual Apparatus of Sharks. — In: P. W. GILBERT (Ed.), *Sharks and Survival*; Boston 1963.
- GOODRICH, E. S.: Studies on the Structure and Development of Vertebrates. — Dover Publ., 1958.
- GREIL, D.: Entwicklung des Kopfes und Gefäßsystems von *Ceratodus Forsteri*. — In: SEMON, R., *Zoologische Forschungsreisen*, Jena, Band 1, 1893—1913.
- GROVE, A. J., & NEWELL, G. E.: A Mechanical Investigation into the Effectual Action of the Caudal Fin of Some Aquatic Chordates. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* 17, 98, 1936.
- HOMGREN, N., & STENSIÖ, E.: Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. — In: *Hdb. Vgl. Wirbelt.*, 4, Berlin—Wien 1936.
- HERTEL, H.: Struktur, Form, Bewegung. — *Biologie und Technik* 1, Mainz, 1963.
- JARVIK, E.: On the Structure of the Snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in General. — *Zool. Bidr. Uppsala* 21, 1942.
- MARINELLI, W., & STRENGER, A.: *Vgl. Anat. u. Morph. Wirbelt.* 3, Wien, 1959.
- MATTHES, E.: Niedere Sinnesorgane (Geruchsorgan). — In: *Hdb. Vgl. Anat. Wirbelt.*, 2, 2, Berlin—Wien, 1934.
- MILES, R. S.: A Reinterpretation of the Visceral Skeleton of *Acanthodes*. — *Nature* 204, no. 4957, 1964.
- Some Features in the Cranial Morphology of Acanthodians and the Relationship of the Acanthodii. — *Acta Zool.* 46, 1965.
- MILLOT, J.: Le Troisième Coelacanth. — *Le Naturaliste Malgache*, 1. Supplement, 1954.



- MILLOT, J., & ANTHONY, J.: Anatomie de *Latimeria chalumnae* Tome I Squelette et Muscles. — C. N. R. S. Paris, 1958.
- Crossoptérygiens actuels — *Latimeria Chalumnae*. — In: *Traité de Zoologie* 13, 3, 1958.
- RAND, H. W.: The Function of the Spiracle in the Skate. — *Amer. Natur.* 41, 1907.
- RAY, C., & CIAMPI, E.: The Underwater Guide to Marine Life. — A. S. BARNES & Co., New York, 1956.
- SCHAUINSLAND, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. — *Zoologica*, Stuttgart, 39, 1903.
- SEMON, R.: Zoologische Forschungsreisen in Australien. — *Jen. Denkschr.* Band 1, *Ceratodus*, Jena, 1893.
- STENSIÖ, E. A.: On the Snout of *Arthrodires*. — *Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Hdlgr.* III, 20, 3, 1942.
- STRAHAN, R.: The Behavior of *Myxine* and other Myxinoids. — In: *The Biology of Myxine* (Ed. A. BRODAL, R. FÄNGE), Oslo, 1963.
- SZARSKI, H.: The Origin of the Amphibia. — *Quart. Rev. Biol.* 37, 1962.
- TEICHMANN, H.: Über den Atemmechanismus bei Haifischen und Rochen. — *Z. vgl. Physiol.* 41, 1959.
- TORTONESE, H.: Leptocardia, Ciclostomata, Selachii. — In: *Fauna d'Italia* 2., Bologna, 1956.
- WAHLERT, G. v.: Die Schlüsselmerkmale der Rochen. — *Zool. Anz.* 167, 1961.
- Über einige Skelett-Formen von Fischflossen und ihre phylogenetische Bedeutung. — *Vhdl. Deutsche Zool. Ges.* Saarbrücken, 1962.
- The Role of Ecological Factors in the Origin of Higher Levels of Organization. — *Proc. XVI. Intern. Congr. Zool.* Washington 1963, Vol. 3, 1963.
- Passive Atmung bei Haien. — *Naturwissenschaften* 51, 1964.
- Hydrodynamische Effekte der passiven Atmung bei Haien. — *Naturwissenschaften* 51, 1964.
- The Role of Ecological Factors in the Origin of Higher Levels of Organization. — *Syst. Zool.* 14, 4, 1965.
- Biologie und Evolution der Atemwege bei Haien und Rochen. — *Veröff. Inst. f. Meeresf.* Bremerhaven, Sonderband, 1966.
- WAHLERT, G. v., & WAHLERT, H. v.: Beobachtungen an einem Zitterrochen. — *Zool. Anz.* 172, 1964.
- WHITE, E. G.: A Classification and Phylogeny of the Elasmobranch Fishes. — *Amer. Mus. Novit.*, 837, 1936.
- Interrelationships of the Elasmobranchs with a Key to the Order Galea. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 25, 1937.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gerd von Wahlert, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

374.0643  
5931

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Oktober 1966

Nr. 160

## A second palaearctic species of the genus *Dichaetomyia* Malloch (Diptera: Muscidae)

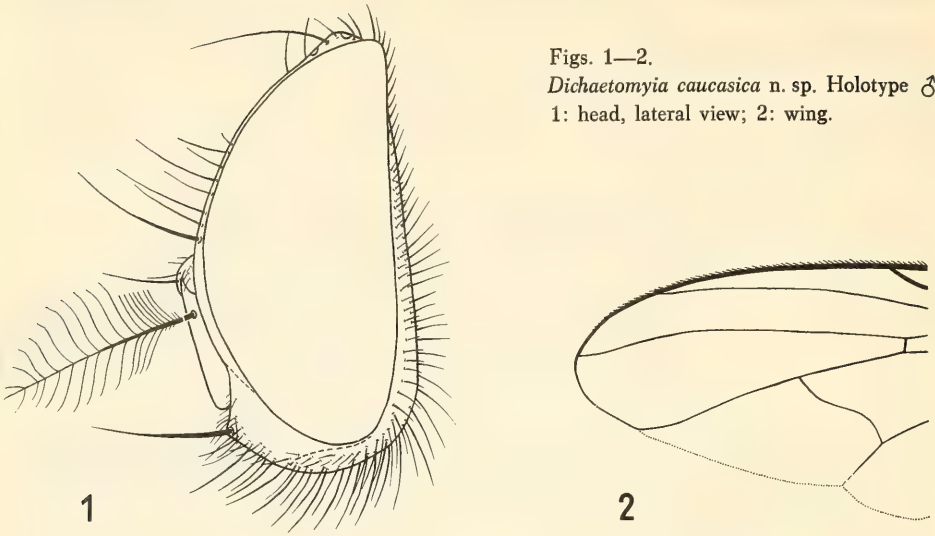
By Adrian C. Pont, London

With 6 Figures

At the kind suggestion of Prof. Dr. W. HENNIG, Stuttgart, I have been able to study the specimens of a second palaearctic species of the genus *Dichaetomyia* Malloch, to which reference was made by Prof. HENNIG in his revision of the palaearctic Muscidae (1964: 1081). This material was found to represent an undescribed species, and its discovery sheds interesting light on the age and evolutionary history of *Dichaetomyia*, a large and widespread genus in tropical and subtropical regions of the Old World. It also makes the presence in Western Europe of the other palaearctic species of *Dichaetomyia*, *doubleti* (Pandellé), appear rather less startling. I am very grateful to Prof. HENNIG for the privilege of studying and describing this interesting species.

### *Dichaetomyia caucasica* n. sp.

♂. Head (fig. 1): Frons slender, at narrowest point separated by diameter (holotype), or slightly more than diameter (paratype), of anterior ocellus. Eyes virtually bare, with only the usual microscopic pubescence; upper inner facets enlarged as usual, but not conspicuously so. Ocellar setae moderate, not as long as anterior prst dc. Vertical setae short, only slightly longer than the adjacent post-ocular setulae. Post-ocular setulae short, with several scattered setulae below the upper row. Parafrontalia, parafacialia and face silvery-white pruinose, genae thinly grey dusted. Interfrontalia, viewed from below, with the visible parts grey dusted. Parafrontalia slender, broadening out at lunula to just under twice diameter of anterior ocellus. Interfrontalia extremely slender, two small triangles visible before ocellar tubercle and lunula; actually obsolete on median two-thirds of frons in holotype, present as a line on median two-thirds in paratype. Ori quite well developed, 6—7 pairs with several interstitials, extending about half distance from lunula to ocellar tubercle and decreasing gradually in length from lunula. 2 pairs of weak reclinate ors just before ocellar tubercle. Antennae and basal half of arista pale brownish, 3rd segment becoming slightly darker towards apex and whitish pruinose. 3rd segment about  $3\frac{1}{2}$  times as long as broad. Arista with long regular plumosity, the longest of which almost equals length of 3rd antennal segment. Parafacialia slender, opposite insertion of arista about as broad as diameter of anterior ocellus, not much tapered below. Parafacialia and genae bare. Genae obscurely reddish-brown in front; the depth below lowest eye-margin slightly less than width of 3rd antennal segment. In lateral view, vibrissal angle projecting slightly beyond anterior level of frons. Peristomal setae dense, especially behind. Facial ridges without small setulae above the cluster of setulae at vibrissal angle. Proboscis rather long and slender, mentum dark brown, thinly grey dusted. Palpi dark brown, compressed, weakly spatulate towards apex. — Thorax: Thorax, including pleura and scutellum, wholly dull yellow in ground-colour, except for the small brown triangular sclerite below the infra-alar bulla. All setae and setulae



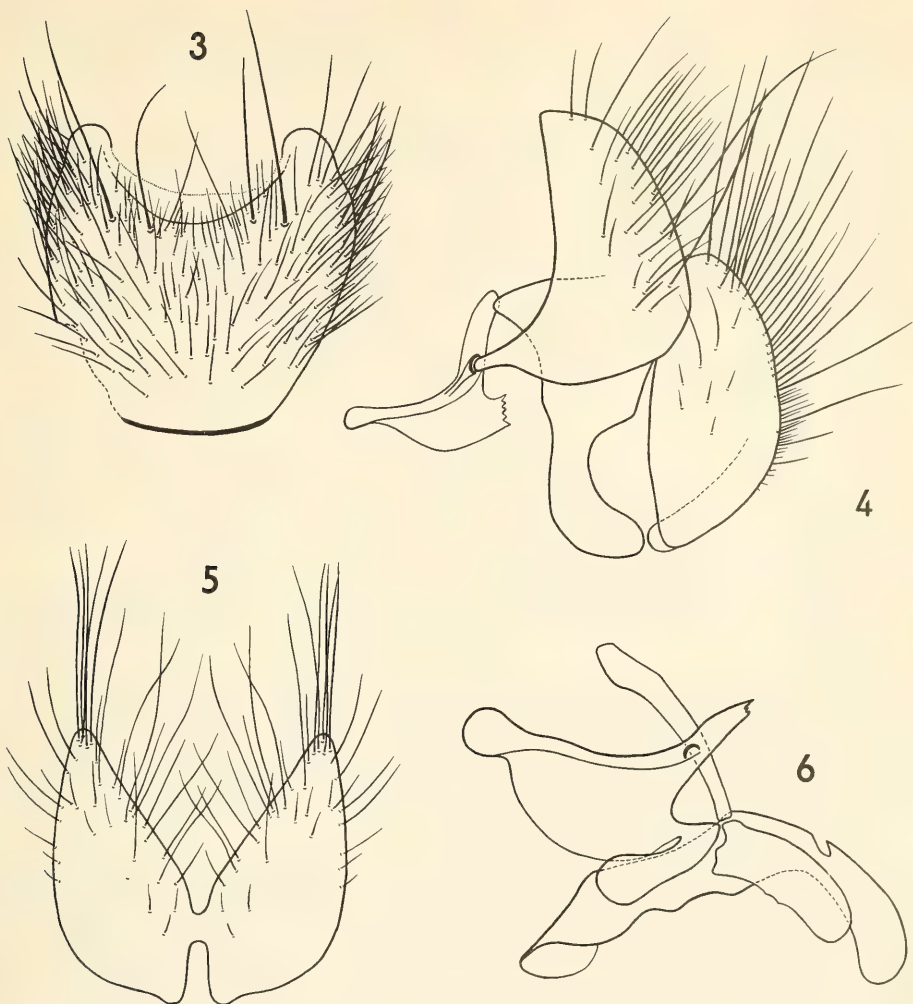
Figs. 1—2.

*Dichaetomyia caucasica* n. sp. Holotype ♂.

1: head, lateral view; 2: wing.

black unless otherwise stated. Mesonotum very thinly and inconspicuously whitish dusted, without dusted vittae from any points of view. Pleura virtually undusted. Flap-like covering of the spiracles pale yellow. Mesonotum with the ground-setulae short and dense. Acr 0+1, the single (prsc) pair closer to each other than to prsc dc and on a transverse level with the dc. Dc 2+4, all well developed; the 2nd post pair weaker than the 1st, this latter closer to suture than to 2nd pair. 2 h, the outer one not much longer than the inner. 2 ph, the anterior one very fine and about half length of the posterior one. 2 ia. Pra weak, about half length of 2nd npl, closer to suture than to anterior sa. 2 sa, the posterior one weak. Post-alar callus with 2 setae, with several setulae between inner seta and scutellum. Post-alar declivity with several scattered setulae. Prosternal setulae short and rather dense. Propleural depression bare. 1 propleural and 1 prostigmatal seta, each with a stronger setula below, the former surrounded by few, the latter by numerous, setulae. 1st npl longer and stronger than 2nd; disc of notopleuron with several setulae around the setae. Mesopleuron with 4 stout setae in caudal row, and 1 conspicuous setula in upper anterior corner. Infra-alar bulla bare. Pteropleuron with the setulae on sub-alar ridge confined to anterior part, descending rather densely to upper margins of sternopleuron and hypopleuron. The sclerite above sub-alar ridge bare. Stpl 1+2, the anterior one weakest, the lower posterior one closer to upper posterior one than to anterior one. Hypopleuron with several setulae below spiracle and on pre-episternite III, beret bare. Pleuratergite below lower squama bare. Scutellum with 1 pair of strong crossed apical setae and a pair of strong crossed laterals; 2 lateral and 2—3 sub-apical discal setulae rather strong and conspicuous. Disc, as mesonotum, with short dense setulae that extend on to lateral margins of scutellum and also invade ventral surface. — Legs: Legs yellow, tarsi brown. Fore femur without av setae or setulae, with a complete pv row. Fore tibia without a submedian p seta, the ventral pubescence rather erect in apical half. Mid femur with several pv setae in basal third that become shorter and more setulose in apical two-thirds, without av setae; 1 a and 3 d-p preapical setae. Mid tibia with 2 p setae. Hind femur with 6—7 av setae in apical half, the 3 before apex long and strong; about 6—7 pv setae in basal three-fifths; ad row complete; 2 d and 1 pd preapical setae. Hind tibia with 1 submedian ad and 2 weaker av (3 in paratype) setae; a few of the pd ground-setulae stronger and more erect, but no calcar; d and ad preapical setae subequal. Tarsi normal. Claws and pulvilli short. — Wings (fig. 2):





Figs. 3—6. *Dichaetomyia caucasica* n. sp. Paratype ♂. 3: 5th sternite; 4: hypopygium, lateral view, aedeagus omitted; 5: cercal plate, caudal view, 6: hypandrium and aedeagus, lateral view.

Rather conspicuously yellowish tinged, wing-base deep yellow. Basicosta and epaulet yellow. Subcostal sclerite bare. Costa setulose ventrally almost to apex of vein 2, the spine inconspicuous. Stem-vein bare above, with a few inconspicuous pale setulae below. Small cross-vein placed almost directly below the point where vein 1 enters costa. Hind cross-vein sinuous, oblique. Vein 3 bare above, below with a few setulae on node that extend a short distance towards cross-vein. Vein 4 weakly curved forward towards vein 3 in apical quarter of last section. Squamae and halteres deep yellow, squamae bare. — Abdomen: Tergite 1+2, and tergite 3 except hind margin, yellow; tergites 4 and 5, and hind margin of tergite 3, shining black, hardly dulled by dust from any point-of-view. Tergites with few macrochaetae: tergites 4 and 5 with a row of rather strong erect marginals, tergite 5 also with several discals. Sternite I with conspicuous black setulae. — Hypopygium: See figs. 3—6. — Measurements: Length of body 7.0—8.0 mm, length of wing 7.0—8.0 mm.

♀. Differs from the male as follows. Head: Frons broad, at vertex almost one-third of head-width. Upper inner eye-facets not enlarged. Ocellar setae long and

strong, subequal to 2nd prst dc, directed forwards and outwards. Vti long and strong, incurved, longer than the outcurved vte; pvt weak, divergent. Parafrontalia silvery-white pruinose only on lower half, grey becoming subshining black in upper half. Interfrontalia broad, with very weakly convex margins, bare; ground-colour black, thinly grey dusted when viewed from below; frontal triangle visible from some angles as a weak subshining black streak on upper third of frons. Parafrontalia broader, at middle of frons equal to twice diameter of anterior ocellus. 4—5 pairs of inclinate ori, with a few weak interstitials, only the lowest pair really strong; 2 pairs of stout reclinate ors, the upper one about  $1\frac{1}{2}$  times as long as lower one and placed closer to it than to vti; parafrontalia otherwise with rather numerous short proclinate setulae from vertex to lunula. Parafacialia rather broader, opposite insertion of arista about  $1\frac{1}{2}$  times diameter of anterior ocellus. — Thorax: 2nd post dc stronger than the 1st. Outer h considerably longer than inner. Pra longer, subequal to 2nd npl (but slightly shorter in 1 ♀). — Legs: Hind femur with 4—5 av setae in apical third, and only a few short pv setae in basal half. — Wings: Vein 3 with a setula on node at base on upper surface. — Ovipositor: Not studied. — Measurements: Length of body 8.0—8.5 mm, length of wing 7.5—8.0 mm (a headless ♀ has a wing-length of 7.0 mm).

Holotype ♂, AZERBAYDZHAN: Talysch, 1897 (KARB). In the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Paratypes, 1 ♂ and 3 ♀♀, AZERBAYDZHAN: data as for holotype. Male in the British Museum (Natural History), London, females in the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Affinities: *D. caucasica* belongs to the group of species related to *quadrata* (Wiedemann) and *nubiana* (Bigot), and differs from *quadrata* by, i. a., the wholly dull yellow mesonotum, which is but feebly dusted and without vittae, the more intense yellow colour of wing-base and squamae, the weaker pra and anterior ia, and the more numerous ori and stronger ors. It may be distinguished from *nubiana* and allies by the presence of 4 post dc setae.

In VAN EMDEN'S (1942) key to the Ethiopian *Dichaetomyiini*, *caucasica* will run to *analisis* (Stein), but I have recently shewn (PONT, 1966) that VAN EMDEN had misidentified *analisis*, the lectotype of which is a species of the subgenus *Panaga* Curran.

Whether *caucasica* is a relic species, thereby possessing the plesiomorphic characters of *Dichaetomyia*, or whether it is a comparatively recent derivative of Oriental *quadrata-nubiana* stock, is at present an open question that future investigations must answer.

### Key to the palaearctic species of *Dichaetomyia* Malloch

- 1 Fore tibia with a submedian p seta. Dc 2+3. Pra absent. Scutellum bare on lateral margins and ventral surface. Hypopleuron bare . . . . . *doubleti* (Pandellé)
- Fore tibia without submedian setae. Dc 2+4. Pra present, weak in male, strong in female. Scutellum with black setulae on lateral margins and ventral surface. Hypopleuron with setulae below spiracle and on pre-episternite III.

*caucasica* n. sp.

### References

- EMDEN, F. I. VAN. 1942. Keys to the Muscidae of the Ethiopian Region: *Dichaetomyia*-group. — Ann. Mag. nat. Hist. (11), IX: 673—701 and 721—736.
- HENNIG, W. 1955—1964. Muscidae, in LINDNER, E., Fliegen paläarkt. Reg., 63b, 1110 pp. Stuttgart.
- PONT, A. C. 1966. Über eine fehlgedeutete äthiopische Art der Gattung *Dichaetomyia* Malloch (Diptera: Muscidae). — Beitr. Ent., 16: 219—222.

Author's address:

Adrian C. Pont, Department of Entomology, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London S.W. 7

5770613  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Oktober 1966

Nr. 161

## *Lispocephala ungulata* (Rondani, 1866) (Diptera: Muscidae), a species distinct from *L. alma* (Meigen, 1826)

By D. M. Ackland, Oxford, and A. C. Pont, London

With 13 Figures

HENNIG (1961: 482), in his revision of the palaearctic species of *Lispocephala* Pokorny, redescribed *Anthomyia alma* Meigen, 1826, and listed as synonyms, *spuria* (Zetterstedt, 1838), *pallipalpis* (Zetterstedt, 1845) and *ungulata* (Rondani, 1866). COLLIN (1963: 277 ff.) showed that *spuria* is a prior name for the species hitherto known as *vitripennis* Ringdahl, 1951 (= *serena* Collin, 1951), and that *pallipalpis* is a distinct species closely related to *alma*. He also described *falculata* Collin, a new species related to *alma*. HENNIG (1964: 1078), in the additions and corrections to his revision, followed COLLIN's treatment of this group.

The capture by one of us (A. C. P.) of a further species of the *alma*-group in Spain and Morocco, extremely closely related to *falculata*, suggested the possibility that it might be *ungulata* Rond., which HENNIG recorded as a synonym of *alma*. Professor HENNIG, who kindly examined RONDANI's material at our request whilst on a visit to Florence, reported that it possessed a slender cercal plate unlike the broad one of *alma* but similar to that of *falculata* (personal communication, 1. 12. 1964).

Through the courtesy of Professor L. PARDI and Signor A. MARTELLI of the Museo Zoologico de "La Specola", Florence, we have been able to examine RONDANI's material of *ungulata* which consists of two conspecific males, No. 1228 of the RONDANI collection. RONDANI described his species from a single male, but the males we studied were both without any label that might indicate their status. We have dissected and labelled as holotype the male that we consider to fit RONDANI's description most closely. We have concluded that *ungulata* is conspecific with our species from Spain and Morocco, and that it represents a further European species of the *alma*-group.

The holotype bears a small white oval label with the printed legend "1228". We have also labelled it "Holotype ♂ *Coenosia ungulata* Rond. 1866" and have mounted the genitalia on a separate slide labelled "Holotype ♂ *Coenosia ungulata* Rond. 1866, ♂ hypopygium and 5th sternite".

*Lispocephala ungulata* (Rondani), **comb. nov., stat. rev.**

*Coenosia ungulata* Rondani, 1866, Atti Soc. ital. sci. Nat., 9: 200.

In some respects the holotype is defective, and the description has been completed by reference to material from Spain. Such additional characters are given in *italics* below.

♂. Head: Eyes practically bare, with only very short sparse microscopic hairs. Eye in profile almost exactly twice as high as wide. *Occiput light grey dusted*. Ocellar triangle, parafrontalia, parafacialia, face and jowls yellowish-grey (*or greyish*) dusted. Frons at vertex one-third of head-width. Ocellar setae strong, directed forwards and



outwards. The strong reclinate vti about twice length of the outcurved vte. Pvt outcurved, subequal to the vte. Upper ors weaker than lower, midway between lower ors and vti or slightly closer to lower ors. Ori crossed, lower pair strong. A few weak proclinate parafrontal setulae level with ori. Parafrontalia slender, at middle of frons parafrontale about one-third width of interfrontalia. Interfrontalia black, rather matt viewed from above, bare and without a furrow. Viewed from in front, epistoma and vibrissal angle *sometimes* rather yellowish. 1st and 2nd antennal segments yellowish, rather infuscated dorsally, 3rd segment dark brown. 3rd segment twice as long as broad. *Arista pubescent, the longest hairs slightly longer than basal arisal diameter.* Parafacialia slender, hardly visible in profile, swollen towards lower anterior eye-angle. Peristoma strongly curved, with strong setulae, jowls at lowest eye-margin as broad as width of 3rd antennal segment. Lower occiput very swollen. Vibrissae strong, crossed. Mentum of proboscis brownish-black, glossy. Palpi yellow.

Thorax: Ground-colour black. *Mesonotum, pleura, metanotum and scutellum densely grey dusted. Mesonotum without vittae, but the brown bristle-dots of dc and ac rows (the former very large) tending to indicate a brownish suffusion in caudal view.* 2 pairs of prst acr, closer to each other than to dc. post acr weak, irregularly biserial. dc 2+3. 2 h, the outer one stronger. 2 ph, the posterior one stronger. 2 ia. 1 sa. pra absent. 2 post-alars, the inner twice the outer. 2 subequal npl, disc of notopleuron otherwise bare. 2 propleurals, the lower one weak. 2 prostigmata, the lower one curved downwards. Mesopleuron with 3 (—4) setae in caudal row, and with a stronger setula in upper anterior corner. Upper hind stpl the strongest, lower stpl the weakest. Prosternum, pteropleuron, hypopleuron and metanotum bare. *Scutellum with a large dark spot in each basal lateral corner which extends around the base of the sub-basal lateral seta.* 1 pair of apical and 1 pair of sub-basal lateral setae. A few discal setulae. Bare on sides and beneath.

Wings: Clear, cross-veins brownish-clouded. Veins yellow, whitish towards base. Costal spine inconspicuous. Small cross-vein placed somewhat beyond the point where  $r_1$  enters costa. Hind cross-vein slightly curved, hardly sinuate. Squamae white, margins pale yellow, fringes white. *Halteres pale yellow, stalk slightly darker.*

Abdomen: *Tergite 1+2 darkened medially and anteriorly; tergite 3 with a large dark triangular median mark; tergites 4 and 5 wholly dark except for hind margin of tergite 4; otherwise abdomen yellow in ground-colour. Tergites 3, 4 and 5 each with a pair of black spots, placed on a median transverse line. In caudal view with indications of a brown median vitta on tergites 1+2 to 5. Sternite I grey-dusted, bare. Sternites II to V grey basally, otherwise yellow. Tergites 3 and 4 with some erect lateral and marginal setae. Tergite 5 with a row of erect marginals, and a row of erect discals that is very close to fore-margin of tergite.*

Legs: Trochanters, knees and tibiae yellow; coxae and femora black, grey dusted. Tarsi yellow, but 5th segment rather infuscated. The holotype is faded, recent material has the 5th tarsal segment as follows: *on fore tarsus wholly black, on mid and hind tarsus brown except for a narrow basal yellow ring.* Pulvilli pale, claws brown. Fore femur with 7 (—8) long pv setae, and 4 erect av setulae in basal half. Fore tibia with 1 rather long d preapical, *longer than the pd preapical* (which has been knocked off in holotype); 1 pv preapical; no median setae. 4th fore-tarsal segment slightly shorter than 5th. Mid femur with 3 (—4) long pv setae in basal half; without av setae. Mid tibia with 1 submedian p seta. Hind femur with 6 long av setae, as long as or longer than femoral diameter; (3—) 4 weaker pv setae in basal two-thirds. Hind tibia with 1 very strong d preapical; 2 weak pd setae in basal half; 2 ad setae, and a stout ad preapical; 1 av in apical half.

Length: Body 4.5—5.5 mm, wing 4.0—5.0 mm.

Material examined:

Except for the holotype, all material is in the British Museum (Natural History), London. Specimens have also been sent to the Hope Department of Entomology, Oxford; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde bei Berlin; Museo Zoologico de "La Specola", Florence.

Holotype ♂, ITALY: near Bologna, ——— (TACHETTI). SPAIN: Sierra de Guadarrama, swept around stream near Gudillos, circa 1400 m, 18. and 19. VIII. 1963 (A. C. PONT), 82 ♂♂, 30 ♀♀; San Rafael, pine forest and bracken hills, 1260–1500 m, 19. VIII. 1963 (A. C. PONT), 6 ♂♂, 4 ♀♀. MOROCCO: Haut Atlas, Jebel Ayachi, numerous localities between 13. VII. 1963 and 9. VIII. 1963 (A. C. PONT), 18 ♂♂, 14 ♀♀. ———: ———, ——— (F. WALKER), 1 ♂ (identified as *ungulata* by MEADE).

Key to the males of the *alma*-group of *Lispocephala*

The *alma*-group includes species of *Lispocephala* with 1 pd and 0 ad seta on mid tibia, mid and hind femur dark, and both cross-veins clouded. Females of *alma*, *falculata* and *ungulata* cannot be distinguished at present.

1. Mesonotum with two broad brown lateral longitudinal vittae, the inner margins of which lie between the dc and acr, and the outer margins above the ia setae  

bistriata (Stein)
- Mesonotum with at most a narrow brown longitudinal line along the dc setae      2
2. Cercal plate wider, apical section about half as wide as long, and rapidly narrowing to apex (fig. 12). Base of lobes of 5th sternite with a group of 3—4 strongly flattened setae (fig. 6); postgonite with a rounded, partly membraneous area below the hook-like apex (fig. 9). (Fore tarsi with the 4th segment as long as the 5th, the latter with the basal third yellowish, the rest black. Longest arisal hairs not longer than basal diameter of arista) . . . . . *alma* (Mg.)
- Cercal plate narrower, apical section at most one-third as wide as long, and gradually narrowing to a point at apex (figs. 1, 11, 13) . . . . . 3
3. Hind tibia on outer (anterior) surface with some setulae which are stronger and more erect than those on other surfaces. Lobes of 5th sternite rather long, setae at their bases normal and rather sparsely grouped; postgonite with a long ventral projection which is constricted basally (fig. 10). (Fore tarsi with 4th segment slightly shorter than 5th, the latter wholly black. Longest arisal hairs not longer than basal diameter of arista) . . . . . *pallipalpis* (Zett.)
- Hind tibia with only normal fine setulae on all surfaces. Lobes of 5th sternite shorter. Longest arisal hairs slightly longer than basal diameter of arista . . . . . 4
4. Fore tarsi with 4th segment slightly shorter than 5th, the latter almost completely black, except extreme base which is yellowish. Aedeagus: postgonite with a blunt projection below the sharply pointed apex (fig. 4) . . . . . *ungulata* (Rond.)
- Fore tarsi with 4th segment as long as 5th, latter with almost the basal third yellowish. Aedeagus: postgonite of simple shape, without projections below apex (fig. 8) . . . . . *falculata* Collin

Summary

*Coenosia ungulata* Rondani, 1866, is raised from the synonymy of *Lispocephala alma* (Meigen, 1826), and the redescription is based on material from Italy, Spain and Morocco. A key to the European males of the *alma*-group is given, with illustrations of the genitalia.

### Zusammenfassung

*Coenosia ungulata* Rondani, 1866, wird aus der Synonymie von *Lispocephala alma* (Meigen, 1826) erhoben und nach Exemplaren aus Italien, Spanien und Marokko wiederbeschrieben. Eine Bestimmungstabelle für die europäischen Männchen der *alma*-Gruppe wird mit Abbildungen der Kopulationsapparate dargestellt.

### References

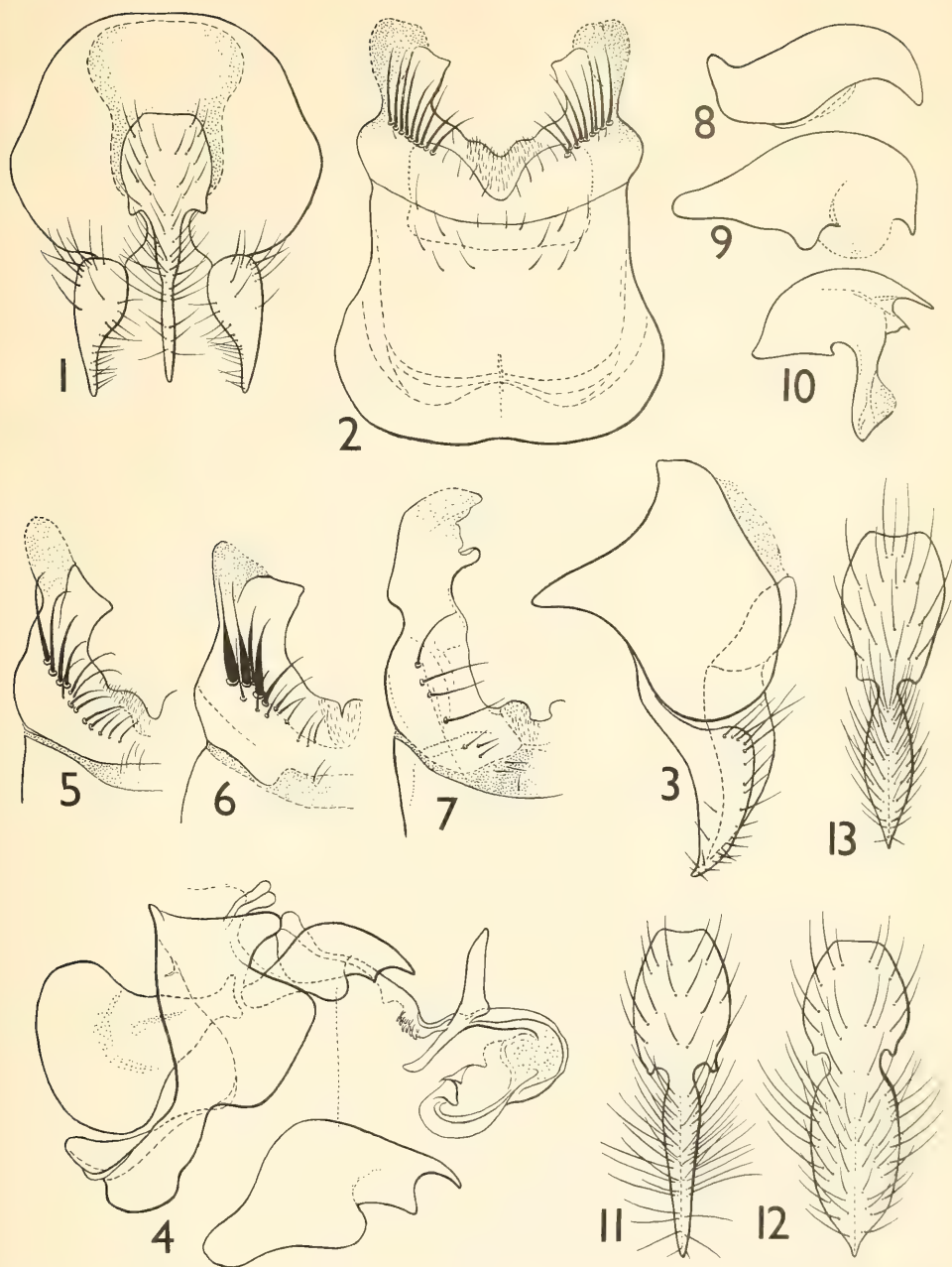
- COLLIN, J. E., 1963, The British species of *Lispocephala* (Diptera, Anthomyiidae). — *Entomologist*, 96: 277—283.  
HENNIG, W., 1955—1964, in LINDNER, E., Die Fliegen der paläarktischen Region, 7 (63 b: Muscidae).  
RONDANI, C., 1866, Species Italicae ordinis Dipteriorum. — *Atti Soc. ital. sci. Nat.*, 9: 68—216.

#### Authors addresses:

D. M. Ackland, Hope Department of Entomology, University Museum,  
Parks Road, Oxford

A. C. Pont, Department of Entomology,  
British Museum (Natural History), Cromwell Road, London S. W. 7





Figs. 1—4: *Lispocephala unguolata* (Rond.), holotype, 1, hypopygium, caudal aspect, 2, 5th sternite, 3, hypopygium, lateral aspect, 4, aedeagus; figs. 5—7: left lobes of 5th sternites, 5, *L. falculata* Collin, 6, *L. alma* (Mg.), 7, *L. pallipalpis* (Zett.); figs. 8—10: postgonites, 8, *L. falculata* Collin, 9, *L. alma* (Mg.), 10, *L. pallipalpis* (Zett.); figs. 11—13: cercal plates, caudal aspect, 11, *L. falculata* Collin, 12, *L. alma* (Mg.), 13, *L. pallipalpis* (Zett.).









5741064-3  
S 937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

15. Oktober 1966

Nr. 162

## Einige Bemerkungen über die Typen der von GIEBEL 1862 angeblich aus dem Bernstein beschriebenen Insektenarten

Von Willi Hennig, Stuttgart

Im Jahre 1862 beschrieb GIEBEL einige „Wirbelthier- und Insektenreste im Bernstein“, die er „aus dem herzoglichen Naturalien-Cabinet in Coburg“ zur Bearbeitung erhalten hatte. Bei dem auffälligsten Stück, einem kleinen Gecko, den GIEBEL unter dem Namen *Platydictylus minutus* beschrieb, stellt er ausdrücklich fest, das Einschlußmittel sei „ein hellgelbes klares Bernsteinstück der Coburger Sammlung, das nicht Copal ist“.

Seither scheint nur KLEBS (1910) die Sammlung wieder gesehen zu haben. Er geht zunächst auf den von GIEBEL beschriebenen Gecko ein und schreibt darüber: „Das Original . . . befindet sich im Besitz Sr. Durchlaucht des Herzogs von Koburg und wird in der herzoglichen wissenschaftlichen Sammlung auf Veste Koburg aufbewahrt. Wie ich mich durch eigene Untersuchung . . . überzeugt habe, liegt diese Eidechse nicht in Bernstein, sondern in Kopal, wenn auch GIEBEL besonders hervorhebt: Ein Bernsteinstück, das nicht Kopal ist.“

KLEBS hat auch fast alle Typen der von GIEBEL in der gleichen Arbeit angeblich aus dem Bernstein beschriebenen Insektenarten gesehen und stellt auch für diese fest, daß sie „nicht in Bernstein, sondern mit Sicherheit in Kopal liegen“.

HANDLIRSCH (1906—1908), der für die von GIEBEL beschriebenen Arten zunächst als Herkunft und Alter gutgläubig „Baltischer Bernstein, Unteres Oligocän“ angegeben hatte, führt die Gattungen, in denen sie beschrieben wurden, später (1921) nicht mehr aus dem Baltischen Bernstein an, wenn ihr Nachweis im fossilen Zustande nur auf den Angaben GIEBEL's beruht. Das geht z. B. aus HANDLIRSCH's (1921) Angabe über die Gattung *Eriphia* Meigen hervor („quart.“), von der eine fossile Art bisher nur von GIEBEL (1862) beschrieben worden ist. Offenbar hat HANDLIRSCH die Berichtigung von KLEBS (1910) zur Kenntnis genommen. Auch ANDRÉE führt in seinen Bernsteinbüchern (1937, 1951) den von GIEBEL beschriebenen Gecko unter den aus dem Bernstein bekannten Wirbeltieren nicht mehr an.

Von anderen Autoren aber sind die Berichtigungen von KLEBS übersehen worden. PARAMONOW z. B. führt noch 1939 in seiner Zusammenstellung der rezenten und fossilen Gattungen der Bombyliidae die von GIEBEL beschriebene *Lomatia gracilis* unter den aus dem Bernstein bekannten Arten an, und TOWNSEND (1942) verfährt ebenso mit der von GIEBEL beschriebenen *Tachina succini*. Das ist verständlich, weil sich die Arbeit von KLEBS (1910) vorwiegend mit Coleopteren beschäftigt und weil aus ihrem Titel nicht hervorgeht, daß sie auch Angaben über die Typen GIEBEL's aus den verschiedensten anderen Insektenordnungen enthält.

Meine eigene Beschäftigung mit der Sammlung GIEBEL's wurde angeregt durch die Tatsache, daß dieser Autor auch eine Art aus der Musciden-Gattung *Eriphia* angeblich aus dem Bernstein beschrieben hatte, die von HANDLIRSCH (1921) dann nur noch aus dem Quartär angeführt wird. Ein Zufall führte mich schließlich auf die Quelle dieser Berichtigung: die oben angeführte Arbeit von KLEBS (1910). Mein Versuch, die Typen

GIEBEL's wiederzufinden, war zunächst erfolglos. Herr Dr. G. AUMANN, der Leiter des Naturwissenschaftlichen Museums der Coburger Landesstiftung in Coburg (siehe AUMANN 1964) teilte mir am 7. Juli 1965 mit, daß die von GIEBEL beschriebenen Bernstein- oder Kopalinkluden in Coburg nicht aufzufinden wären. Die Sammlungen des Museums seien „bis 1919 Privatbesitz der Coburger Herzöge“ gewesen und mehrfach umgezogen bzw. ausgelagert worden. Dabei seien die Typen GIEBEL's wahrscheinlich verlorengegangen. Schließlich war Herr Dr. AUMANN aber doch so glücklich, die Typen aller der von GIEBEL beschriebenen und von KLEBS erwähnten Arten, einschließlich des Geckos, aufzufinden, und er stellte sie mit der größten Bereitwilligkeit zur Verfügung.

Die jetzige Beschriftung der Stücke stammt offenbar nicht von GIEBEL, sondern wahrscheinlich von KLEBS. Das geht schon daraus hervor, daß außer dem Namen meist, in der gleichen Handschrift, als Herkunftsbezeichnung „Ostindien“ und „Kopal“ angegeben ist. Diese Deutung stammt von KLEBS (1910) und steht in Widerspruch zu den Annahmen GIEBEL's. Auch ein Versehen in der Benennung einer Art (siehe unten bei *Eriphia setosa*) deutet auf KLEBS hin. Schließlich teilt mir Herr Dr. AUMANN (am 2. August 1965) mit, daß er „ein Original-Etikett ausfindig machen konnte, worauf der Name ‚KLEBS‘ ausdrücklich vermerkt ist“.

Auch die Nummern der einzelnen Stücke sind noch nicht bei GIEBEL (1862), sondern erst bei KLEBS (1910) angegeben. Sie stammen aber offenbar nicht von KLEBS, sondern sind unmittelbar nach der Bearbeitung durch GIEBEL bei der Einordnung und Katalogisierung der Stücke eingeführt worden: Herr Dr. AUMANN teilt mir dazu mit (am 2. August 1965), daß in den Eingangsbüchern des Coburger Museums „die einzelnen Nummern tatsächlich noch als ‚Bernstein‘ aufgeführt sind, mit der Bemerkung: ‚Sind wahrscheinlich von S. K. H. dem Prinzen ALBERT angekauft.‘ Diese Eintragung stammt nach einer an anderer Stelle angeführten Jahreszahl aus der Zeit 1863/64.“

An der Tatsache, daß alle von GIEBEL beschriebenen Arten tatsächlich in Kopal und nicht in Bernstein eingebettet sind, besteht keinerlei Zweifel. Mit dieser Feststellung ist KLEBS unbedingt im Recht. Schwieriger ist die Frage nach ihrer geographischen Herkunft zu beantworten. KLEBS suchte diese, wie erwähnt, in „Ostindien“. Er berichtet zunächst über eine „Sammlung angeblicher Bernsteinstücke“, die er von der Akademie in Petersburg zur Untersuchung erhalten hatte und die aus dem ehemaligen Besitze des Kaisers Alexander II. von Rußland stammte. „Leider mußte ich die ganze Sammlung für Kopal erklären. Später erfuhr ich in Petersburg, daß sie das Geschenk eines indischen Fürsten war und eine sehr große Seltenheit, indischer Bernstein, sein sollte.“ Wenigstens der Gecko schien KLEBS „mit ziemlicher Sicherheit derselben Heimat zu entstammen“, wie die ihm „als Bernsteinstücke überschickten Kopale aus Petersburg“.

Indischer Kopal scheint schon im Altertum bekannt gewesen zu sein. GAUTIER (1947) weist auf PLINIUS den Älteren hin, der über den Bernstein in seiner Naturgeschichte (Liber XXXVII; Band 5, p. 401, nach der Ausgabe von MAYHOFF 1897) angibt: „nasci et in India certum est. Archelaus, qui regnavit in Cappadocia, illinc pineo cortice inhaerente tradit advehi rudi polirique adipe suis lactentis incoctum. Liquidum id primo destillare argumento sunt quaedam intus tralucentia, ut formicae culicesque et lacertae, quae adhaesisse musteo non est dubium et inclusa durescente eodem remansisse.“ Ob sich die Angaben über eingeschlossene Ameisen, Mücken und Eidechsen auf den indischen Kopal oder auf „Bernstein“ ganz im allgemeinen beziehen, ist nicht ganz klar, denn PLINIUS macht zwischen Kopal und Bernstein keinen Unterschied.

Der indische Kopal gehört nach LIEBERMANN (1934) zu den „Agathokopalen“, von denen er schreibt: „Agathokopale, nämlich Kaurikopal der Kaurifichte Neuseelands und neukaledonischer Kopal der Kaurifichte Neukaledoniens sowie Manilakopal von *Dammara orientalis*, deren Heimat die Sundainseln und Philippinen sind, sind rezent-fossile Harze.“



Die „echten Kopale“ sind nach LIEBERMANN „rezentfossile, seltener rezente Harze, die in ihrem Aussehen dem Bernstein ähneln, von Caesalpinoideen Afrikas und Südamerikas. Man unterscheidet: Ostafrikanische oder Trachylobokopale, westafrikanische Copaibakopale und die, fast ausschließlich rezenten, südamerikanischen Hymenaeakopale.“ Alle die zahlreichen Insekten, die in neuerer Zeit im „Kopal“ beschrieben wurden, stammen aus Afrika (meist Sansibar, Madagaskar, aber auch Westafrika).

HANDLIRSCH (1906—1908) führt ostindischen Kopal als Einschlußmittel von Insekten überhaupt nicht an, und auch aus neuerer Zeit sind mir keine Angaben darüber bekannt. Wahrscheinlich hat diese Überlegung EDWARDS (1932) dazu veranlaßt, bei der von GIEBEL beschriebenen *Culex loewi* (siehe unten, S. 5) als Herkunft anzugeben: „Gum Copal (? E. Africa)“.

Die günstigsten Voraussetzungen für die Aufklärung der Herkunft der Coburger Kopaleinschlüsse schien mir der Gecko zu liefern, da die geographische Verbreitung von Wirbeltieren ja immer noch besser bekannt ist als die von Insekten. Herr Dr. H. WERMUTH, Stuttgart, hat den Holotypus von *Platydictylus minutus* Giebel untersucht und ist zu dem Ergebnis gekommen, daß er zu der rezenten Art *Hemiphyllodactylus typus* Bleeker gehört. „Das Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *Hemiphyllodactylus typus* reicht vom südlichen Vorderindien und Ceylon über Hinterindien bis zu den Philippinen und erstreckt sich über den Indo-Australischen Archipel bis nach Ozeanien. Somit dürfte es ziemlich wahrscheinlich sein, daß das GIEBEL'sche Material tatsächlich, wie angegeben, aus dem ostindischen Raum stammt, sofern es einheitlicher Herkunft ist“ (WERMUTH 1966). Danach sollte man annehmen, daß die GIEBEL'schen Typen in Manila-Kopal eingeschlossen sind.

Die Befunde an den von GIEBEL beschriebenen Insektenarten scheinen aber in einem gewissen Widerspruch zu diesem Ergebnis zu stehen. Bis jetzt sind zwar nur wenige Arten untersucht, und diese gehören meist zu rezenten Gattungen, die sowohl in der orientalischen wie in der äthiopischen Region weit verbreitet sind. Bei *Blatta ruficeps* stellt aber PRINCIS mit aller Bestimmtheit fest (siehe unten, S. 4), daß die Art in eine endemische afrikanische Gattung gehört. Die Untersuchungen von *Blatta elliptica*, *Culex loewi*, *Chaetoessa brevialeta* und *Ricania multinervis* scheinen in dieselbe Richtung zu weisen, wenn auch in diesen Fällen die Untersuchungsergebnisse nicht ganz eindeutig sind.

Man könnte versucht sein, aus diesen Widersprüchen den Schluß zu ziehen, daß die Coburger Sammlung von unterschiedlicher Herkunft ist und einige Stücke aus Afrika, andere aus der orientalischen Region stammen. Dagegen spricht aber der offensichtlich einheitliche Charakter des Mediums, in dem die Tiere eingebettet sind: Die eigentlichen Kopalstücke sind, vielleicht von KLEBS nach der von ihm beschriebenen Methode, auf Objektträgern mit Glasrahmen, wie sie früher auch in der Königsberger Bernstein-sammlung verwendet wurden, in Harz eingebettet. Sie sind zu Quadern zurechtgeschnitten, die sich von der Einbettungsmasse deutlich abheben. Sie sind auffallend hell, fast glasklar durchsichtig, wenig opak und unterscheiden sich schon dadurch von dem mir in zahlreichen Stücken aus anderen Quellen bekannten ostafrikanischen Kopal, der dem Bernstein schon in der Färbung ähnlicher ist. Von der „hellgelben“ Färbung, die GIEBEL dem angeblichen Bernsteinstück, in dem der Holotypus von *Platydictylus minutus* eingebettet ist, zuschrieb, ist jedenfalls heute nichts mehr zu erkennen.

Man wird die Frage nach der geographischen Herkunft der Coburger Kopaleinschlüsse daher vorläufig offen lassen müssen. In dieser kurzen Mitteilung kommt es mir vor allem darauf an, bekannt zu geben, daß die Typen GIEBEL's vollständig erhalten sind, daß sie sich jetzt im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung in Coburg befinden, und noch einmal nachdrücklich darauf hinzuweisen, daß es sich um Kopal- und nicht um Bernsteineinschlüsse handelt. Es ist zu hoffen, daß Kenner der einzelnen Insektengruppen, zu denen die Einschlüsse gehören, sich ihre genauere Identifizierung angelegen sein lassen werden.

Nachstehend gebe ich ein Verzeichnis der in Coburg vorhandenen Typen GIEBEL's mit den Ergebnissen, zu denen ihre Untersuchung bis jetzt geführt hat:

### Blattodea:

1. *Blatta ruficeps* Giebel 1862 (p. 314; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4189 (bei KLEBS ist irrtümlich als Nummer 4180 angegeben).

Herr Dr. K. PRINCIS, Lund, schreibt mir nach Untersuchung des Typus (30. Januar 1966): „*Blatta ruficeps* Giebel ist zweifelsohne eine *Eustegasta*. Dies ist eine ausschließlich afrikanische Gattung. Von den rezenten Arten der Gattung scheint *E. poecila* (Schaum) am nächsten der GIEBEL'schen Art zu stehen. *Poecila* ist eine ostafrikanische Art, die in Südrhodesia, Tanganjika mit Sansibar, Malawi und Mosambik vorkommt. Sie scheint jedoch verschieden von *ruficeps* zu sein: *ruficeps* weist nämlich einen ausgesprochenen Metallglanz auf und hat zweifarbiges Bein (gelb mit dunkelbraunen Tarsen). Doch *ruficeps* läßt sich ohne Schwierigkeit in das rezente System einordnen.“

2. *Blatta elliptica* Giebel 1862 (p. 315; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4190.

Herr Dr. K. PRINCIS, Lund, der den Typus auch dieser Art untersucht hat, schreibt dazu: „*Blatta elliptica* Giebel ist anscheinend eine *Namablatta*. Die Bedornung des vorderen Unterrandes der Vorderschenkel ist jedoch etwas unklar: entweder nach Typ A oder Typ B. Das deutet nun entweder auf *Supella* oder aber auf *Namablatta*. Auf Grund der spezialisierten Styli bin ich jedoch geneigt, die Art für eine *Namablatta* zu halten. Von dieser Gattung ist jetzt nur eine Art bekannt, nämlich *N. bitaeniata* (Stål), die in Kapland, Oranje-Freistaat, Betschuanaland, Angola und Südrhodesia vorkommt (möglicherweise auch in Transvaal und Malawi). *Elliptica* ist sicher verschieden von *bitaeniata*, die eine auf aride Gebiete spezialisierte Form darstellt.“

### Mantodea

3. *Chaetoessa brevialeta* Giebel 1862 (p. 316; KLEBS 1910, p. 221). 2 Exemplare (wie auch von GIEBEL erwähnt), beide mit der Nr. 4176.

Herr Professor Dr. M. BEIER, der beide Exemplare untersuchte, schreibt darüber (14. Dezember 1965): „Die beiden Inkluden ... haben mit dem südamerikanischen Genus *Chaetoessa* Burmeister (nicht *Chaetoessa*, wie GIEBEL schreibt) absolut nichts zu tun. Sie gehören vielmehr nach der Kopf- und Pronotumbildung, der Form der Fangbeine und auch den charakteristischen Cerci mit dem verbreiterten Endglied einwandfrei zur Gattung *Amorphoscelis* Stål, die mit mehr als 30 Arten über die äthiopische und orientalische Region verbreitet ist. Eine sichere Herkunftsaussage ist also leider nicht möglich, doch dient Ihnen vielleicht der Hinweis, daß mir die Inkluden mit rezenten westafrikanischen Arten verwandt zu sein scheinen. Die Artbestimmung selbst könnte nur an Hand von Genitalpräparaten einwandfrei erfolgen, was natürlich unmöglich ist.“

### Homoptera

4. *Poecocera venulosa* Giebel 1862 (p. 312; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4175: Fulgoroidea. Nicht näher untersucht.
5. *Ricania multinervis* Giebel 1862 (p. 312; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4178: Fulgoroidea, Ricaniidae.

Herr FR. HELLER, Stuttgart, vermutet, daß die Art in die rezente Gattung *Pochazoides* (Madagaskar und Ostafrika) gehört oder mit dieser wenigstens nahe verwandt ist.

6. *Cercopis aurata* Giebel 1862 (p. 314; von KLEBS 1910 nicht erwähnt). Nr. 4187: Cercopidae. Nicht näher untersucht. Der Name *Cercopis aurata* Giebel 1862 ist übrigens durch *Cercopis aurata* Fabricius 1787 praeokkupiert.

Die 3 vorstehend angeführten Arten (4—6) sind übrigens noch in dem Katalog der fossilen Homoptera von METCALF & WADE (1966) fälschlich mit der Altersangabe „Oligocene“ und überdies mit der falschen Fundortangabe „Bavaria“ verzeichnet.

### Heteroptera

7. *Pentatoma schaurothi* Giebel 1862 (p. 313; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4188. Nicht näher untersucht.

### Coleoptera

8. *Helluomorpha protogaea* Giebel 1862 (p. 316; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4191. Nicht näher untersucht.  
9. *Chlaenius electrinus* Giebel 1862 (p. 320; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4194. Nicht näher untersucht.  
10. *Clerus succini* Giebel 1862 (p. 320; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4193. Nicht näher untersucht.  
11. *Serica* spec. Giebel 1862 (p. 321; bei KLEBS 1910 nicht erwähnt). Nr. 4192. Nicht näher untersucht.

### Hymenoptera

12. *Chrysis viridicyanea* Giebel 1862 (p. 319; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4184. Nicht näher untersucht.

### Lepidoptera

13. *Angerona electrina* Giebel 1862 (p. 317; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4177. Nicht näher untersucht.

### Diptera

14. *Culex loewi* Giebel 1862 (p. 317; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4179: Culicidae.

Bei dieser Art hat schon EDWARDS (1932) berücksichtigt, daß sie nicht im Bernstein, sondern im Kopal liegt. Sie ist demzufolge auch in dem Katalog der Culicidae von STONE, KNIGHT & STARCKE (1959, p. 286) mit den Angaben „Quaternary (Copal)“ und „(? East Africa)“ angeführt.

Mr. P. F. MATTINGLY, London, untersuchte den Holotypus und schrieb dazu (16. Dezember 1965): „This is undoubtedly a *Toxorhynchites*. It shows a variety of unmistakable diagnostic characters (recurved proboscis, indentation of wing margin just beyond vein 5.2, large paratergite, flattening of posterior abdominal segments, etc.). One can also place it with confidence in the nominotypical subgenus on the length of the palps (the specimen is a female). If it comes from East Africa, as supposed, then it would belong to the *brevipalpis* species group, as shown by the pigmentation of the pleura. I would not care to identify it to the species as the abdominal scaling is to imperfectly preserved. However, it appears to have broad white bands on the second mid and hind tarsals. This would bring it close to the common species, *T. brevipalpis*. There are two subspecies of this species in Africa. Unfortunately the front tarsi are obscured. Otherwise it might be possible to make a provisional ascription to the subspecies. I have the impression that the second fore tarsal is largely dark. If so, this would be suggestive of ssp. *conradti* which is the West African subspecies and does not now extend further east than Uganda. However, I do not think the condition of the specimen warrants one pushing the identification as far as this.”

15. *Lomatia gracilis* Giebel 1862 (p. 318; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4180: Bombyliidae.

PARAMONOW (1939) führt, wie schon erwähnt, diese Art aus der Familie Bombyliidae irrtümlich noch unter den Bernsteinfossilien an. Ich habe an anderer Stelle (HENNIG 1966 b) bereits angegeben, daß sie in die orientalisches-äthiopische Gattung *Petrorossia* gehört und das auch durch einige Abbildungen belegt.



16. *Eriphia setosa* Giebel 1862 (p. 319; KLEBS 1910, p. 221: hier fälschlich als „*Eriphia spinosa*“ unter den Hymenoptera angeführt). Nr. 4173: Pyrgotidae.

Über diese Art habe ich schon an anderer Stelle (HENNIG 1966 a) berichtet. Sie gehört in die orientalisch-äthiopische Gattung *Campylocera* der Familie Pyrgotidae (Acalypratae) und hat mit der Musciden-Gattung *Eriphia* Meigen (Syn. zu *Bebryx* Gistel), zu der sie GIEBEL stellt, nicht das Geringste zu tun.

17. *Tachina succini* Giebel 1862 (p. 319; KLEBS 1910, p. 221). Nr. 4171: Tachinidae.

Mr. R. W. CROSSKEY, London, untersuchte den Typus und schrieb dazu (25. 1. 1966): „The type of *Tachina succini* Giebel in copal is very easily identifiable as the genus until now called *Prosturmia* Townsend. This is a common group throughout the old world tropics; MESNIL in 'Die Fliegen' treats it as a subgenus of *Drino*, but I prefer to regard it as a distinct genus.“

Unglücklicherweise hat TOWNSEND auf *Tachina succini* Giebel als species typica den Gattungsnamen *Palexorista* begründet, ohne GIEBEL's Art gesehen zu haben. Da *Palexorista* etwas älter ist als *Prosturmia*, muß diese rezente Gattung in Zukunft leider den Namen *Palexorista* tragen. CROSSKEY (1966) hat zu dieser Frage eine besondere Mitteilung veröffentlicht.

Außer den angeführten Stücken befinden sich im Naturwissenschaftlichen Museum Coburg noch einige andere Kopal-Einschlüsse mit gleichartiger Numerierung (Arachnoidea, Hymenoptera, besonders Ameisen, Diptera, Coleoptera, Isoptera, Planipennia). Einige davon, nicht alle, sind bei GIEBEL (1862) und bei KLEBS (1910) beiläufig erwähnt. Ich führe sie nicht im einzelnen an, weil nur die von GIEBEL benannten Arten allgemeines Interesse bieten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch die unbenannten Stücke für die Aufklärung der geographischen Herkunft der Coburger Kopal-Einschlüsse Bedeutung gewinnen könnten.

Großen Dank schulde ich Herrn Dr. G. AUMANN, Coburg, dem die Auffindung der Typen GIEBEL's zu danken ist, für die bereitwillige Überlassung der Einschlüsse und für die Erlaubnis, sie zur Untersuchung an andere Spezialisten weiterzugeben.

Ebenso dankbar bin ich den Herren Prof. Dr. M. BEIER, Wien, Mr. R. W. CROSSKEY, London, Fr. HELLER, Stuttgart, Mr. P. F. MATTINGLY, London, Dr. K. PRINCIS, Lund, und Dr. H. WERMUTH, Stuttgart, für die Untersuchung einiger Typen und für die Erlaubnis, die Untersuchungsergebnisse hier im Zusammenhang zu veröffentlichen.

### Literatur

- ANDRÉE, K.: Der Bernstein und seine Bedeutung in Natur- und Geisteswissenschaften, Kunst und Kunstgewerbe, Technik, Industrie und Handel. — Königsberg (Gräfe & Unzer) 1937.
- Der Bernstein. Das Bernsteinland und sein Leben. — Stuttgart 1951.
- AUMANN, G.: Zur Geschichte der naturkundlichen Sammlungen in Coburg. — Museumskunde 33, p. 129—141, 1964.
- CROSSKEY, R. W.: The putative fossil genus *Palexorista* Townsend and its identity with *Prosturmia* Townsend (Diptera: Tachinidae). — Proc. Roy. Ent. Soc. London (B), 1966 (im Druck).
- EDWARDS, F. E.: Culicidae in: Genera Insectorum 194, Brüssel 1932.
- GAUTIER, CL.: Les insectes fossiles de l'ambre et l'antiquité. — Bull. Soc. Linn. Lyon 16, p. 58—59, 1947.
- GIEBEL, CHR. G.: Wirbelthier und Insektenreste im Bernstein. — Zeitschr. gesamt. Naturwiss. 20, p. 311—321, 1862.
- HANDLIRSCH, A.: Die fossilen Insekten. — Leipzig 1906—1908.
- Kapitel 7. Palaeontologie in CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie III, Jena 1920—1921.
- HENNIG, W.: *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 150, p. 1—12, 1966 a.
- Bombyliidae im Kopal und im Baltischen Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 166, 1966 b.
- KLEBS, R.: Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schriften physik.-ökon. Gesellsch. Königsberg 51, p. 217—242, 1910.
- LIEBERMANN, H.: Artikel „Harze“ in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Band 5, p. 369, Jena 1934.

- METCALF, Z. P., & WADE, V.: A Catalogue of the Fossil Homoptera (Homoptera: Auchenorrhyncha). — Baltimore, Md. 1966.
- PARAMONOW, S. J.: Kritische Übersicht der gegenwärtigen und fossilen Bombyliiden-Gattungen der ganzen Welt. — Rep. Inst. Zool. Biol. Kiew 23 (1938), p. 23—50, 1939.
- PLINIUS: C. Plini Secundi Naturalis Historiae Libri XXXVII. Post Ludovici Iani obitum recognovit et scripturae discrepantia adiecta edidit CAROLUS MAYHOFF. Vol. 5, Libri XXXI—XXXVII. Leipzig (Teubner) 1897.
- STONE, A., KNIGHT, K. L., & STARCKE, K.: A Synoptic Catalog of the Mosquitoes of the World. The Thomas Say Foundation, vol. 6. Washington 1959.
- TOWNSEND, CH. T.: Manual of Myiology, Part XII (Fossil forms and list of fossil localities: p. 7—22). — Itaquecetuba 1942.
- WERMUTH, H.: Der Status von *Platydictylus minutus* Giebel 1862 (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 163, p. 1—6, 1966.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3





574.0643

5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

15. Oktober 1966

Nr. 163

## Der Status von † *Platydyctylus minutus* Giebel 1862 (Reptilia, Sauria, Gekkonidae)

Von Heinz Wermuth, Ludwigsburg

Mit 2 Abbildungen

Wenn der Herpetologe fossiles Material zu untersuchen hat, handelt es sich in der Regel um mehr oder weniger fragmentarische Skelette. Das wirkt sich besonders dann recht ungünstig aus, wenn es gilt, jüngere Fossilien mit ihren rezenten Verwandten zu vergleichen. Die taxonomische Feingliederung der heutigen Echsen und Schlangen beruht ja im wesentlichen auf Merkmalen der Pholidosis, während die anatomischen Details des Schädels und des übrigen Skelettes, auf die man gewöhnlich bei der Untersuchung fossilen Materials angewiesen ist, bei den rezenten Arten zu meist nur lückenhaft bekannt sind. Ich kenne nur zwei Fälle, in denen fossile Echsen so vollständig erhalten geblieben sind, daß es möglich war, sie auf Grund ihrer Beschuppung rezenten Gattungen zuzuordnen. Das sind der in Kopal eingeschlossene und von GIEBEL beschriebene Gecko *Platydyctylus minutus* sowie eine in Bernstein eingebettete Eidechse, von der uns KLEBS berichtet.

KLEBS erwähnt in seiner Arbeit über Bernsteineinschlüsse einige Hautstücke von Eidechsen, die er als Überreste von Häutungen beschreibt, und eine annähernd vollständige, in einem Stück Bernstein eingeschlossene Eidechse. Das Stück war im BECKER'schen Bernstein-Museum in Königsberg unter der Katalog-Nummer 12664 registriert und ging dann in den Besitz des Königsberger Geologischen Institutes über. Eigenartigerweise deutete KLEBS dieses Tier nach Rücksprache mit O. BOETTGER (Frankfurt am Main) anfangs als einen Angehörigen der rein neuweltlichen Teiiden-Gattung *Cnemidophorus*, kam aber dann dank der Unterstützung durch G. A. BOULENGER (London) hauptsächlich auf Grund der Beschuppung und Beschilderung der Kopf-Unterseite und der Brust, insbesondere der Ausbildung des Collare, zu der viel wahrscheinlicheren Lösung, das Tier als einen Vertreter der Lacertiden anzusprechen, und zwar als *Nucras tessellata* (A. SMITH 1838). Bemerkenswert erscheint dabei die Tatsache, daß ein Vertreter der jetzt lediglich auf das tropische und südlichere Afrika beschränkten Gattung *Nucras* nordwärts bis zum Baltikum vorgekommen sein sollte. In seiner Revision der Gattung gründet BOULENGER (1917) auf dieser Eidechse eine eigene Art unter dem Namen *Nucras succinea*. LOVERIDGE (1957) dagegen vermutet, daß das Stück gar nicht aus dem baltischen Bernstein stammt, sondern aus einem Kopal von Zanzibar; in diesem Falle würde er *Nucras succinea* Boulenger 1917 als Synonym zu *N. boulengeri boulengeri* Neumann 1900 betrachten, deren Verbreitung er folgendermaßen angibt: „Uganda (east bank of Nile), east to Kenya Colony (Eldama Ravine), south through Tanganyika Territory (except around Kilosa) to the Rovuma River.“

Einige Probleme bietet auch das Identifizieren des von GIEBEL als Bernstein-Einschluß beschriebenen Geckos *Platydyctylus minutus*. Wie KLEBS nachweist, liegt das Tier jedoch nicht in Bernstein eingebettet, sondern in Kopal und stammt daher nicht aus dem oberen Eozän, sondern aus einer viel späteren Periode.

Herrn Professor Dr. W. HENNIG, der sich zur Zeit eingehend mit den in Bernstein eingeschlossenen Insekten befaßt, kommt das Verdienst zu, durch seine Initiative dazu

beigetragen zu haben, daß dieser bemerkenswerte Gecko, der inzwischen als verschollen galt, im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung wiederentdeckt wurde. HENNIG (1966) berichtet darüber in einer Arbeit, in der er auch die Fragen behandelt, die mit der geographischen Herkunft dieses Stückes und der übrigen GIEBEL'schen Typen kopalisierter Insekten zusammenhängen. Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor HENNIG für die Liebenswürdigkeit, mir das Kopalstück mit dem Typus von *Platydictylus minutus* Giebel zur Nachuntersuchung überlassen und die damit zusammenhängende Literatur zugänglich gemacht zu haben. Dieser Gecko spielt nach HENNIG insofern eine Rolle, als er vielleicht Hinweise zu liefern vermag, ob die GIEBEL'schen Stücke — wie von diesem Autor angenommen — aus Ostasien stammen oder — wie EDWARDS für *Culex loewi* Giebel vermutet — aus Ostafrika. Weiterhin bedanke ich mich bei Herrn D. G. AUMANN, dem Leiter des Naturwissenschaftlichen Museums in Coburg, der den Gecko freundlicherweise ausgeliehen und damit die Nachuntersuchung ermöglicht hatte.

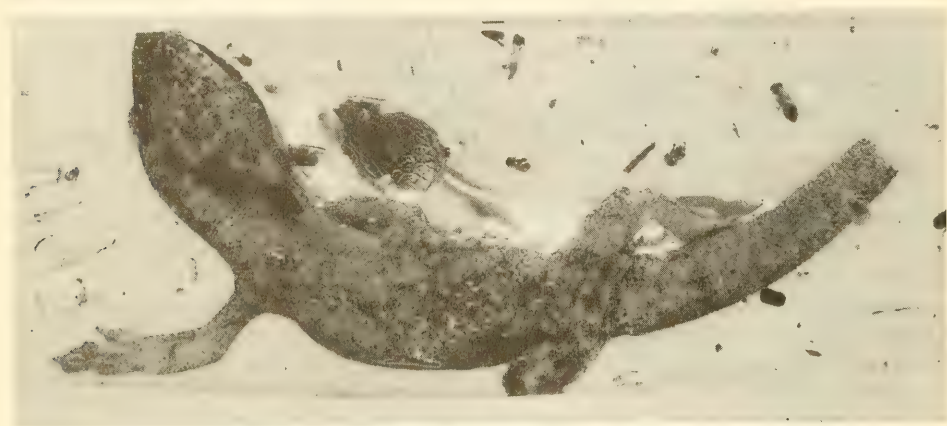


Abb. 1. *Platydictylus minutus* Giebel, Unterseite. — Photo: G. KUBE, Stuttgart.

Bevor ich auf die taxionomischen Merkmale des Tieres eingehe, erscheinen einige nomenklatorische Bemerkungen angebracht. Der Gattungsname *Platydictylus* Goldfuß 1820 ist nicht valid, sondern gehört als Synonym zur heutigen Gattung *Gekko* Laurenti 1768, nachdem — offenbar durch M. A. SMITH 1935 — die Art *Gekko guttatus* Daudin 1802 = *Gekko gekko gekko* (Linnaeus 1758) als *Species typica* designiert wurde (WERMUTH 1965). Die frühere herpetologische Literatur faßte jedoch unter dem Sammelnamen *Platydictylus* eine Anzahl von Arten zusammen, die man später auf verschiedene Gattungen verteilte.

Man fragt sich nun, auf Grund welcher Merkmale und welches Bestimmungsschlüssels GIEBEL das Tier zur Sammelgattung *Platydictylus* gestellt haben mag; der Autor selbst äußert sich nicht dazu. Das seinerzeit wichtigste und neueste herpetologische Werk, das eine Zusammenfassung aller damals bekannter Echsen und einen Bestimmungsschlüssel zu ihren Gattungen und Arten enthielt, war der Katalog von GRAY (1845), aber den hat GIEBEL offenbar nicht zu Rate gezogen. Dort ist die Gattung *Platydictylus* zwar noch als valid behandelt, jedoch als monotypisch mit der einzigen Art *Platydictylus leachianus* Cuvier = *Rhacodactylus leachianus* (Cuvier 1829). Das ist ein ungewöhnlich großer neukaledonischer Gecko mit Spannhäuten zwischen den Zehen, rückziehbaren Krallen und anderen Merkmalen, die ganz gewiß nicht auf *Platydictylus minutus* zutreffen. Wohl aber vergleicht GIEBEL seinen Gecko mit „Ph.



*duvauceli*“ = *Hoplodactylus duvaucelii* (Duméril & Bibron 1836) und „*Ph. seychellensis*“ = *Ailuronyx seychellensis* (Duméril & Bibron 1836), so daß es den Anschein hat, er habe den Katalog von GRAY gar nicht gekannt und sich auf DUMÉRIL & BIBRON 1836 gestützt, deren *Erpétologie générale* schon zu seiner Zeit als stark veraltet gelten mußte.

Es hat daher gar keinen Sinn, die Definition des *Platydictylus minutus* von der nomenklatorischen Seite her zu versuchen, sondern wir müssen dabei von den Merkmalen ausgehen, die das Tier selbst zeigt. GIEBEL gibt dazu die nachfolgende sehr eingehende und zum größten Teil auch durchaus zutreffende Beschreibung:

„1. *Platydictylus minutus* n. sp. — Amphibien wurden als echte Bernsteininclusa meines Wissens noch nicht beobachtet, die von früheren Schriftstellern angeführten waren künstlich eingesetzte Eidechsen und Frösche. Ein hellgelbes klares Bernsteinstück der Coburger Sammlung, das nicht Copal ist, enthält eine kleine Echse so eingeschlossen, daß nicht im Entferntesten an einen Betrug, eine künstliche Einsetzung zu denken ist. Dazu kommt, daß das Thier einer Gattung und Art angehört, welche gegenwärtig nicht in Europa lebt. Es ist nämlich ein kleiner *Platydictylus*, dessen lebende Repräsentanten wir unter den ostindischen Arten suchen müssen. Die überall gleichen Körnerschuppen verweisen ihn zu den Homolepidoten, die Benagelung sämtlicher Zehen und deren geringe Erweiterung nur bis zum vorletzten Glied zu den lebenden *Ph. Duvauceli* und *Ph. seychellensis*. Die Unterschiede von beiden ergibt die nähere Vergleichung. Letztere scheidet sich sogleich durch die viel breiteren Zehen aus und von *Ph. Duvauceli* weicht unsere Bernsteinart sicher durch größere Ungleichheit der Zehen ab. Diese sind von so sehr verschiedener Länge, wie bei keiner einzigen lebenden Art. Die Nasenspitze ist leider weggeschliffen, so daß sich über die Nasenlöcher und deren Berandung nichts ermitteln läßt. Die Augen sind groß und sehr feinkörnig umschuppt. Die Ohröffnung ist ein schmaler fast senkrechter Spalt. Die Schuppen sind sehr feine Rautenschuppen mit kleinem abgerundeten Höcker, wodurch die ganze Oberfläche fein und regelmäßig granuliert erscheint. Nur auf den Zehen und dem Schwanz verflachen sich die Schuppen ganz. Die Färbung zeigt noch deutlich dunkle zackig gebogene Binden, wie solche bei mehreren lebenden Arten vorkommen. Das Thier liegt seitwärts gekrümmt im Bernstein, die Beine rechterseits ausgestreckt und das hintere bis zum Knie weggeschliffen, die der linken Seite an den Leib ange-drückt und zwar das hintere ausgestreckt auf den Schwanz gepreßt. Dieser ist dreh-rund, nur an der Unterseite etwas geplattet, leider aber das Enddrittel schon vor der Einschließung in den Bernstein weggebrochen. Er scheint Körperlänge gehabt zu haben und dann das ganze Thier  $1\frac{1}{2}$ “ lang gewesen zu sein. An der linken Ohröffnung liegt eine Fliege, unter der Kehlgegend ein kleiner Käfer mit verdickten Schenkeln und keulenförmigen Fühlern, die ich wegen der ungünstigen Lage beide nicht näher zu bestimmen wage.“

Diese Beschreibung muß ich nur insofern korrigieren, als ich an der inneren und weit rückgebildeten Zehe nicht die Spur einer Krallen zu bemerken vermag. Hinzuzufügen wäre, daß die Schuppen auf der Bauchseite im Gegensatz zu den Körnerschuppen des Rückens etwas vergrößert sind und sich andeutungsweise nach hinten schindel-artig überdecken. Vor allem aber ist hier eine Beschreibung der Unterseite der Zehen nachzuholen, auf die GIEBEL eigenartigerweise überhaupt nicht eingeht. Und gerade auf deren Beschaffenheit, insbesondere die Anordnung der Haftlamellen, aber auch die gesamte Gestalt der Zehen, gründet sich die heutige Taxonomie der Geckos. Bei *Platydictylus minutus* Giebel sind die Zehen nach distal zu einer im Umriss keulenförmigen Fläche verbreitert. Am vorderen Teil der stärksten Verbreiterung setzt sich die schmale, seitlich leicht zusammengedrückte und ziemlich kurze Endphalange ab. Auf ihrem schmälern proximalen Teil trägt die Unterseite der Zehe bis etwa 8 Quer-reihen seitlich verbreiteter flacher Schuppen, während auf dem stark verbreiterten Teil



die fächerförmig nach distal divergierenden, längs der Mittellinie durch eine Furche getrennten Haftlamellen verlaufen; ich zähle davon je 3 auf beiden Seiten. Über die Form der Pupille wissen wir leider nichts, da das Tier vor seiner Einbettung bereits in Verwesung übergegangen war.

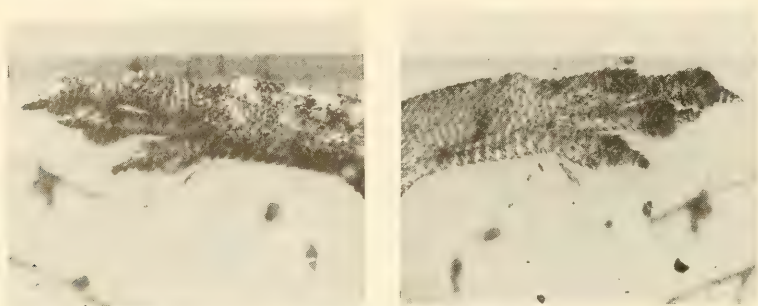


Abb. 2. Finger des rechten Vorderbeines: links Oberseite, rechts Unterseite. Deutlich erkennt man Anordnung und Anzahl der Subdigital-Lamellen. Photo: G. KUBE, Stuttgart.

In Anbetracht der ungewissen geographischen Herkunft des *Platydactylus minutus* muß ich für die Determination auf den zuletzt erschienenen vollständigen Bestimmungsschlüssel für die Gesamtheit der Gekkoniden zurückgreifen; er findet sich bei BOULENGER (1885). Im Folgenden sind die Merkmalsgruppierungen unter den gleichen Hinweisnummern wiedergegeben, wie sie BOULENGER anführt; der Text ist ins Deutsche übersetzt.

#### VII. Finger verbreitert, letztes Glied seitlich zusammengedrückt.

- B. Freies Endglied des Fingers erhebt sich am Ende der Verbreiterung; zwei Reihen von Infradigital-Lamellen.

Pupille vertikal [?]; Finger an der Basis verschmälert, diese Verschmälern beträchtlich und scheibenförmig, das distale Fingerglied lang und schmal; innerer Finger rudimentär:

#### *Spathoscalabotes*

Unter der monotypischen Gattung *Spathoscalabotes* Boulenger 1885 ist nur die Art *S. mutilatus* (Günther 1872) angegeben; ihr Name gehört in die Synonymie von *Hemiphyllodactylus typus* Bleeker 1860.

Es wäre voreilig, sich jetzt schon mit diesem Ergebnis zufrieden zu geben, denn nach dem Erscheinen des hier benutzten Bestimmungsschlüssels, der uns zur Gattung geführt hat, sind noch zwei neu beschriebene *Hemiphyllodactylus*-Arten hinzugekommen, nämlich *H. larutensis* (Boulenger 1900) und *H. yunnanensis* (Boulenger 1903). Trotzdem dürften sie kaum in Frage kommen; BOULENGER — ein genialer Kenner der Herpetologie — hat diese Arten ursprünglich nicht in der Gattung *Hemiphyllodactylus* oder *Spathoscalabotes*, sondern als Angehörige der Gattung *Gehyra* beschrieben und somit deutlich von *Spathoscalabotes mutilatus* = *H. typus* unterschieden. Erst M. A. SMITH 1935 nahm die jetzt übliche Kombination mit dem Gattungsnamen *Hemiphyllodactylus* vor. Ob zu Recht oder Unrecht, vermag ich nicht zu entscheiden, denn ich kenne diese beiden Arten nicht aus eigener Anschauung. Dem Bestimmungsschlüssel bei M. A. SMITH nach zeichnen sich *H. yunnanensis* und der nach SMITH eng mit ihm verwandte, vielleicht nur subspezifisch von ihm unterschiedene *H. larutensis* durch die verhältnismäßig größere Länge der Hinterbeine vor *H. typus* aus. Legt man die Hinterbeine nach vorn, so reichen sie bei *H. typus* nur etwa bis zur Mitte des Rumpfes, bei den beiden anderen Arten aber darüber hinaus. Ferner kommen *H. typus* (abgesehen

von *H. t. chapaensis* Bourret) im Gegensatz zu den beiden anderen Arten keine Postmentalschilder zu. Beide Merkmalsausbildungen bei *Platydictylus minutus* scheinen mir für seine Identität mit *Hemiphyllodactylus typus* zu sprechen, soweit ich die Verhältnisse an dem kopalisierten Fossil zu erkennen vermag.

Nun könnte man theoretisch noch weitergehen und versuchen, *Platydictylus minutus* mit einer der drei Unterarten von *Hemiphyllodactylus typus* zu identifizieren; man käme dabei auf *H. t. aurantiacus* Beddome 1870 aus dem südlichen Vorderindien, da das Fossil ganz deutlich unter dem 4. Finger seines rechten Vorderbeines nur 3 Lamellenpaare zeigt, aber das dürfte wenig nützen. Es ist doch wohl kaum anzunehmen, daß die heutige Rassengliederung auch schon zu Lebzeiten des *Platydictylus minutus* bestand, und somit begnüge ich mich, diese Form lediglich dem Rassenkreis *Hemiphyllodactylus typus* zuzurechnen.

Mit dieser Diagnose stimmen ganz ausgezeichnet die Beschreibung der Gattung sowie die Abbildung von der Unterseite eines Fußes von *H. typus* überein, die sich bei M. A. SMITH finden. Diese Beschreibung sei hier in deutscher Übersetzung wiedergegeben, wobei die Merkmale, die bereits GIEBEL für seinen *Platydictylus minutus* erwähnt oder die ich an Hand des Fossils bestätigen kann, durch *Kursivdruck* hervorgehoben sind.

### „Genus *Hemiphyllodactylus*

*Finger frei, fast zylindrisch an der Basis, das vorletzte Fingerglied mit einer kräftigen Verbreiterung, unten mit Lamellen ausgerüstet, die durch eine mittlere Furche mehr oder weniger getrennt werden; Endphalangen der äußeren vier Finger kurz, seitlich zusammengedrückt, mit Krallen ausgestattet, frei, winkelförmig innerhalb der Verbreiterung ausgehend; innerer Finger spurenförmig zurückgebildet, ohne freies Endglied, manchmal mit einer winzigen Kralle. Rückenschuppen klein, körnelig. Pupille vertikal. Männchen mit Praeanal- und Femoralporen.“*

Leider gibt M. A. SMITH keine Beschreibung, die für den gesamten Rassenkreis *Hemiphyllodactylus typus* gültig ist, sondern beschreibt nur die Nominatrasse ausführlicher und weist lediglich darauf hin, daß sich *H. t. aurantiacus* durch den kürzeren und weniger flachen Kopf sowie durch die geringere Anzahl der schrägen Subdigital-Lamellen (2 oder 3) sowie der Praeanal- und Femoralporen von ihr unterscheidet. Von den übrigen Merkmalen, die M. A. SMITH angibt und die offenbar für alle Unterarten von *H. typus* zutreffen, kann ich die nachfolgend aufgeführten für *Platydictylus minutus* bestätigen:

„Mentale ebenso groß wie die angrenzenden Labialia und annähernd dreieckig; keine deutlich ausgebildeten Postmentalia, sondern eine Anzahl polygonaler Schilder, die in ihrer Größe allmählich in die kleinen Körnerschuppen auf der Kehle übergehen. Kopf oben mit kleinen Körnerschuppen bedeckt, die auf der Schnauze etwas größer sind. Rücken mit gleichmäßigen kleinen Körnerschuppen; Bauch mit glatten, rundlichen, geschindelten Schuppen, die nicht viel größer sind als die auf dem Rücken. Schwanz etwas abgeflacht, im Querschnitt oval, bekleidet von mehr oder weniger rundlichen Schuppen, die an der Unterseite etwas größer sind als an der Oberseite. Oberseite braun, mit dunklen Flecken oder Marmorierung; Unterseite weißlich mit starken dunkelbraunen Flecken.“

Auch den von M. A. SMITH weiterhin erwähnten dunklen Streifen an beiden Seiten des Kopfes glaube ich zu sehen, während ich mir über die von GIEBEL angegebene Zickzack-Bänderung des Rückens nicht ganz klar bin. Sie kommt bei *H. typus* nicht vor, doch vermag ich nicht zu entscheiden, ob die höchst undeutlichen dunklen Flecken auf einigen Stellen des Rückens bei *P. minutus* tatsächlich Zeichnungselemente darstellen oder nur postmortale Verfärbungen. Von einem zickzackförmigen Verlauf oder auch nur den Ansätzen eines bestimmten Zeichnungsmusters kann ich jedoch nichts bemerken.

Das Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *Hemiphyllodactylus typus* reicht vom südlichen Vorderindien und Ceylon über Hinterindien bis zu den Philippinen und erstreckt sich über den Indo-Australischen Archipel bis nach Ozeanien. Somit dürfte es ziemlich wahrscheinlich sein, daß das GIEBEL'sche Material tatsächlich, wie angegeben, aus dem ostindischen Raum stammt, sofern es einheitlicher Herkunft ist.

Um völlig sicherzugehen, daß ich mich bei dieser Determination nicht geirrt habe und der Gecko nicht vielleicht doch afrikanischen Ursprungs ist, habe ich versucht, ihn auch an Hand der ausgezeichneten Revision der afrikanischen Geckos von LOVERIDGE (1947) zu bestimmen. Auf Grund der dort angegebenen Schlüsselmerkmale gelangt man zur Gattung *Lygodactylus* Gray 1864, die jedoch ganz gewiß nicht zutrifft. Die hierunter zusammengefaßten Arten zeichnen sich durch rückziehbare Krallen aus, also durch ein Merkmal, das sie deutlich und grundsätzlich von *Platydictylus minutus* unterscheidet.

Zur weiteren Absicherung legte ich das Kopalstück mit dem Gecko meinem lieben Freund und hochverehrten Lehrer vor, Herrn Professor Dr. ROBERT MERTENS, dem derzeit besten Kenner der gesamten Herpetologie, ohne ihm mein Bestimmungsergebnis mitzuteilen; völlig unabhängig gelangte er zur gleichen Lösung. Ich benutze diese Gelegenheit, um mich bei Herrn Professor MERTENS aufs herzlichste für seine freundliche Mühewaltung zu bedanken.

### Zusammenfassung

*Platydictylus minutus* Giebel 1862 gehört mit großer Wahrscheinlichkeit zur Art *Hemiphyllodactylus typus* Bleeker 1860, die von Süd- und Südostasien bis Ozeanien verbreitet ist.

*Platydictylus minutus* Giebel 1862 in all probability seems to belong to the species *Hemiphyllodactylus typus* Bleeker 1860 which ranges from South and Southeast Asia to Oceania.

### Literatur

- BOULENGER, G. A. (1885): Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History), 1. — London.
- (1917): A Revision of the Lizards of the Genus *Nucras*. — Ann. S. afr. Mus., Cape Town, 18: 195—216.
- BRONGERSMA, L. D. (1932): Some notes on the genus *Hemiphyllodactylus* Bleeker. — Zool. Mededeel., Leiden, 14: 211—223.
- DUMÉRIL, A. M. C., & G. BIBRON (1836): Erpétologie générale ou Histoire Naturelle complète des Reptiles, 3. — Paris.
- GIEBEL, C. (1862): Wirbelthier und Insektenreste im Bernstein. — Z. ges. Naturwiss., Braunschweig, 20: 311—321.
- GRAY, J. E. (1845): Catalogue of the Specimens of Lizards in the Collection of the British Museum. — London.
- HENNIG, W. (1966): Einige Bemerkungen über die Typen der von Giebel 1862 angeblich aus dem Bernstein beschriebenen Insektenarten. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde, 162: 1966.
- KLEBS, R. (1910): Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schr. physik.-ökonom. Ges. Königsberg, 57: 217—242.
- LOVERIDGE, A. (1947): Revision of the African Lizards of the Family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge (Massachusetts), 98: 1—469.
- (1957): Check List of the Reptiles and Amphibians of East Africa (Uganda; Kenya; Tanganyika; Zanzibar). — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge (Massachusetts), 117: 153—362.
- SMITH, M. A. (1935): The Fauna of British India, Including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia, 2 (Sauria). — London.
- WERMUTH, H. (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. — Das Tierreich, Berlin, 80.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Heinz Wermuth, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3







574.0643  
5937

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. November 1966

Nr. 164

## Zur Kenntnis der Asiliden-Gattung *Lasiopogon* L. in den Alpen (Dipt.)

Von Erwin Lindner, Stuttgart

Auf vielen Fahrten in die Ost- und Westalpen habe ich Asiliden gesammelt und habe nach dem Erscheinen der Bearbeitung dieser Familie in „Die Fliegen der paläarktischen Region“ durch Dr. E. O. ENGEL 1938 besonders auf die Gattung *Lasiopogon* geachtet. Ich erinnerte mich der Schwierigkeit, über welche ENGEL bei der Deutung der verschiedenen BEZZI'schen Arten aus den Alpen klagte. Die unzulängliche Darstellung der in Frage stehenden Arten in der ENGEL'schen Monographie — sie konnte aus den Beschreibungen BEZZI's nicht anders gestaltet werden — ließ es mir wünschenswert erscheinen, mein eigenes Material möglichst an Hand von BEZZI'schen Originalen zu untersuchen, soweit das nicht schon geschehen war. Daß mir dies ermöglicht wurde, verdanke ich dem Direktor des Museo Civico di Storia Naturale in Mailand, Professor C. Conci, dem ich dafür meinen wärmsten Dank ausspreche.

Meine Zweifel an der Berechtigung einiger der BEZZI'schen Arten wurden genährt durch die Beobachtung einer beträchtlichen Variationsbreite der verschiedensten Insekten in den Alpen, je nach ihrer lokalen Herkunft. Bei den Schmetterlingen hat ja FRUHSTORFER z. B. geglaubt, verschiedene Kleinrassen von Ereben und anderen Tagfaltern benennen zu müssen, weil er Unterschiede im Erscheinungsbild mancher Arten von sogar nahe beieinander liegenden, aber mehr oder weniger isolierten Gebirgsstöcken hatte feststellen können. Diese Beobachtung läßt sich auch auf Dipteren ausdehnen. Es können sich z. B. deutliche Unterschiede in der Größe, Färbung und Behaarung und Beborstung von Körper und Beinen finden. Nur zwei Beispiele seien angeführt:

*Ptiolina paradoxa* Jaenn. (Leptidae) zeigt je nach der Herkunft verhältnismäßig bedeutende Größen- und auch sonstige Unterschiede, die manche Forscher zur Aufstellung von verschiedenen Arten verleiteten, die nach meiner Ansicht jedoch unbegründet sind. Die größten Stücke fand ich im Gebiet der Hohen Tauern.

Ein ähnliches Verhältnis begegnete mir, als ich kürzlich eine Ausbeute von *Rhamphomyia hirtimana* Loew vom Piz Naer im Engadin mit Stücken aus dem Ötztal und von der Silvretta verglich. Es konnte kein Zweifel sein, daß alle der LOEW'schen Art angehörten und doch ließen sie deutliche Unterschiede erkennen, besonders was die Behaarung der Beine betrifft. Sie war in einem Fall reicher und weniger differenziert von den Borsten der Extremitäten, im anderen Falle spärlicher und deutlicher von den dickeren Borsten der Schienen z. B. zu unterscheiden.

Ähnlich verhält es sich mit den verwandtschaftlich einander nahestehenden *Lasiopogon*-Arten der Alpen. Die nicht nur durch die Höhenlage gegebenen klimatischen Bedingungen können auf einem verhältnismäßig eng begrenzten Gebiet so verschieden sein, daß dadurch allein schon mit der Möglichkeit einer größeren Variabilität gerechnet werden kann, einer Variabilität, die allerdings die bezeichnenden Artmerkmale nicht berührt.

Die häufigste und verbreitetste Art in den Alpen ist die auch außerhalb der Alpen vorkommende Art



*Lasiopogon montanus* Schiner

Syn. *bellardi* Jaenn., *macquarti* Perris, *tridentinus* Bezzi.

Diese Art ist von ENGEL gut dargestellt. Irreführend ist allerdings die in Fig. 225 (S. 315) eingezeichnete Borste neben dem Fühlergriffel, die in Wirklichkeit nicht vorhanden ist. ENGEL hebt aber überall die charakteristische bräunlich-gelbe Bestäubung hervor, die diese Art von den anderen in erster Linie unterscheidet und die besonders ausgeprägt auf den Hinterrandsäumen der Abdominaltergite ist. Die Behaarung der p ist lang, dicht und struppig. An den  $t_1$  ist der Unterschied von Borsten und Haaren ziemlich verwischt. Die Behaarung der t ist schwarz. Die Flügel sind schwach grau mit leichten, grauen Schatten an den Queradern.

Ich sammelte die Art im Wallis, in den Ötztaler Alpen, in Niederösterreich, Kärnten, im Tauerngebiet, in den Dolomiten, bei Zermatt und in der Silvretta.

Von *Lasiopogon tridentinus* Bezzi lagen mir 2 ♀♀ vor, die als „Typen“ bezeichnet sind. Als Fundort wird Cusiano angegeben. Diese ♀♀ unterscheiden sich in nichts von *montanus* z. B. vom St. Gotthard, wenn auch vielleicht die gelbliche Bestäubung etwas blasser als bei frischen Stücken ist.

Der „dunkle Fleck“ des Schwingerknopfes ist bei *montanus* mehr oder weniger ausgeprägt, vielleicht je nach dem Alter des Individuums. Er fällt als Bestimmungsmerkmal bestimmt fort. *Lasiopogon tridentinus* Bezzi ist somit als Synonym zu *montanus* zu stellen.

*Lasiopogon grajus* Bezzi

syn.: ? *delphinensis* Bezzi

Ich konnte die Typen BEZZI's untersuchen: 2 ♂♂, 1 ♀ von Perciaval.

Die Artberechtigung scheint außer Zweifel zu stehen, obgleich an manchen Stellen, z. B. auf der Riffel-Alp bei Zermatt, *montanus* und *grajus* zusammen vorkommen; *grajus* ist jedoch kleiner als *montanus*, die Bestäubung auf dem Mesonotum ist schwächer und mehr weißlich, wie auch die der Hinterränder der Abdominaltergite. Durch das Zurücktreten der Bestäubung auf dem Mesonotum ist dieses etwas mehr schwarz glänzend. An den t, besonders an den  $t_1$ , ist die schwarze Behaarung weniger dicht als bei *montanus* und deutlicher von den stärkeren Borsten zu unterscheiden. Die Forcepslamellen des Hypopygs sind schmaler und daher mehr länglich als bei *montanus*. Die Flügel sind so gut wie glashell, ohne die dunkleren Schatten an den Queradern, wie solche bei *montanus* festzustellen sind.

Auch das ♀ ist vom *montanus*-♀ in erster Linie durch die weniger dicht behaarten  $t_1$  zu unterscheiden. An der Legeröhre sind keine Unterschiede von jener Art feststellbar.

*Lasiopogon delphinensis* Bezzi

Dieser *Lasiopogon* findet sich nach BEZZI mit *grajus* in derselben Gegend. Die beiden Stücke (♂ und ♀), die mir vorgelegen hatten, stammen vom Col du Lautaret, wo sie von VILLENEUVE gesammelt worden waren.

Abgesehen von einer feinen grauen Bestäubung, die das ganze Mesonotum (bei beiden Geschlechtern) überzieht, finde ich bei dem ♀ nichts, was als Unterschied von *grajus* angesehen werden könnte.

Beim ♂ fällt das rote Hypopyg auf; auch andere Teile wie Schulter, Postalarcallus und p sind nicht schwarz, sondern rotbraun. Höchstwahrscheinlich handelt es sich um ein unreifes Stück, bei welchem einzelne Teile noch nicht schwarz, sondern rot gefärbt sind. Wirkliche morphologische Unterschiede kann ich keine erkennen. Daß das Hypopyg des ♂ stärker gewölbt ist, als dies bei *grajus* der Fall ist, dürfte ebenfalls darauf hinweisen, daß dieses Organ noch nicht ausgereift war, daß es beim Trocknen, da es noch weich war, eingeschrumpft ist und eine andere Form angenommen hat, als die gewöhnliche des ausgereiften Tieres.

Es ergibt sich somit die Feststellung, daß *Lasiopogon montanus* und *L. grajus* die Arten unserer Alpen sind, daß *L. tridentinus* Bezzi synonym zu *montanus* und *L. delphinensis* Bezzi höchst wahrscheinlich synonym zu *grajus* sind. Letzteres müßte aus ganz frisch gesammeltem Material vom Col du Lautaret endgültig geklärt werden können.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Erwin Lindner, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3





# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. November 1966

Nr. 165

## Spinnenparasiten der Familie Acroceridae

574.0643 im Baltischen Bernstein

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 34 Abbildungen

5937



### Vorbemerkungen

Aus der Familie Acroceridae, die nach SCHLINGER (1960) etwa 350 rezente Arten umfaßt, sind bisher nur sehr wenige Fossilien beschrieben worden. Der Baltische Bernstein hat bisher nur eine Art geliefert, die von MEUNIER (1910: ohne Namen; 1912: *Eulonchiella eocenica*) beschrieben wurde. MEUNIER (1910) schreibt über die Herkunft des Exemplares, das seiner Beschreibung zugrunde lag, nur „de la collection de M. le Pr. Dr. R. KLEBS, de Königsberg“. Die Sammlung KLEBS ist später, wie ANDRÉE (1929, Bernstein-Forschungen 1, p. 166) berichtet, „durch Ankauf in den Besitz der Bernstein-sammlung der Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr., Deutschland, übergegangen“. In den Teilen dieser Sammlung, die den Krieg unverseht überstanden haben, konnte ich die von MEUNIER beschriebene Art leider nicht finden. Aber HULL (1945, p. 324) berichtete: „I have recently seen a specimen of Cyrtid fly from the Bernstein fauna which also finds its nearest relative in Chile and South Africa.“ Auf meine Anfrage teilte mir Professor FRANK M. HULL freundlicherweise mit, daß er dieses Tier vor dem Kriege in der Königsberger Sammlung („collection at University of Königsberg“) gesehen hat, und daß es die Nummer x 344 trug.

Leider hatte MEUNIER keine Nummer angegeben. Aber aus dem Vergleich der Zeichnungen und Notizen, die mir Professor HULL liebenswürdigerweise zur Verfügung stellte (siehe unten), mit den Angaben und Abbildungen MEUNIERS geht wohl eindeutig hervor, daß es der Holotypus von *Eulonchiella eocenica* war, den Professor HULL vor dem Kriege noch in Königsberg sah. Die Tatsache, daß er keinen Namen trug, erklärt sich leicht dadurch, daß MEUNIER die Art beschrieb, ohne ihr zunächst einen Namen zu geben. Den Namen *Eulonchiella eocenica* führte er erst später beiläufig ein, als er den Holotypus nicht mehr zur Verfügung hatte.

Ein bisher noch nicht bekanntes Exemplar, das einer anderen Unterfamilie angehört, fand ich in der Sammlung des Natur-Museums Senckenberg, Frankfurt am Main (siehe S. 18). Ein weiteres Exemplar, das als Vertreter einer 3. Art anzusehen ist, erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit von Dr. Sv. G. LARSSON aus dem Zoologischen Museum der Universität Kopenhagen (siehe unten, S. 9).

Die von SCUDDER (1890, p. 563, Taf. 5, Fig. 5) aus dem Oligocän des White River, Colorado, beschriebene und abgebildete „*Acrocera hirsuta*“ läßt sich leider nicht genauer deuten, so daß der Fund praktisch wertlos ist.

### Verwandtschaftsbeziehungen und Alter der Familie

Leider sind die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen der Acroceridae zu anderen Familien der Brachycera noch immer nicht bekannt. HENDEL (1936/37) stellte sie, wie andere Autoren, zu den „Homoeodactyla“. Aber diese Gruppe ist auf ein ursprüngliches Merkmal, die lappenförmige Ausbildung des Empodiums, begründet. Die Über-

einstimmung der in ihr zusammengefaßten Familien beruht auf Sympletiomorphie, und es besteht daher der Verdacht, daß die „Homoeodactyla“ eine paraphyletische Gruppe sind.

EDWARDS (1930) hat wohl zuerst die Vermutung ausgesprochen, daß die 3 parasitischen „Familien“ Acroceridae, Nemestrinidae und Bombyliidae nahe miteinander verwandt sind. Er weist vor allem darauf hin, daß eine Hypermetamorphose nur bei diesen 3 Familien, sonst aber nirgends bei Dipteren vorkommt. CRAMPTON (1942) ist EDWARDS' Auffassung gefolgt, und auch ich habe (1954) einige Gründe aufgeführt, die dafür sprechen könnten.

SCHLINGER (1960) spricht die Ansicht aus, daß die Acroceridae mit den Tabanidae am nächsten verwandt sind, gibt aber keinerlei Gründe an.

ROHDENDORF (1964) vereinigte die Acroceridae mit den Stratiomyiidae in einer Überfamilie „Stratiomyiidea“. Als Merkmale dieser Überfamilie nennt er die Prosternalbrücke (eine feste chitinöse Verbindung von Prosternum und Propleura) und das Pharyngealskelett der Larven. Ein solches Pharyngealskelett ist aber bisher nur bei den Stratiomyiidae nachgewiesen. Die Prosternalbrücke ist an sich wohl ein übereinstimmendes abgeleitetes Merkmal. Ob sie aber als synapomorphes Merkmal der Stratiomyiidae und Acroceridae gedeutet werden darf, ist fraglich. Wir wissen heute, daß sie bei Dipteren sehr häufig auftritt. Sie könnte also sehr wohl auch bei den Stratiomyiidae und Acroceridae konvergent entstanden sein. Auch die Möglichkeit, daß die Prosternalbrücke sekundär verlorengehen kann, ist nicht ganz von der Hand zu weisen. Es wäre denkbar, daß sie ursprünglich bei den niederen Brachyceren weiter verbreitet, aber nur bei den Stratiomyiidae und Acroceridae (aus dem Kreise der hier in Betracht gezogenen Familien) erhalten geblieben ist. Die Entscheidung kann nur eine sorgfältige vergleichend-morphologische Untersuchung des Thorax bringen.

Eine besondere Beachtung bei der Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen verdienen auch die Fühler. Die Acroceridae haben nur 3 Fühlerglieder. Zur Ausbildung scheinbar dreigliedriger Fühler ist es bei den Dipteren mehrfach durch Konvergenz gekommen. Bei den Stratiomyiidae und ähnlich auch bei den Tabanidae wird das scheinbare 3. Fühlerglied, wo ein solches vorhanden ist, durch die Verschmelzung mehrerer Geißelglieder gebildet, deren Grenzen noch mehr oder weniger deutlich erkennbar sind. Bei anderen Familien, z. B. bei den Nemestrinidae und Bombyliidae, ist das mehr oder weniger auffällig entwickelte 3. Glied einheitlich. Die folgenden Geißelglieder bilden einen deutlich von ihm abgesetzten Endgriffel oder eine Endborste oder sie sind vollständig reduziert.

Bei den Acroceridae sind weder Spuren eines Endgriffels noch Anzeichen dafür zu entdecken, daß das 3. Fühlerglied etwa aus mehreren Geißelgliedern verschmolzen ist. Das würde dafür sprechen, daß alle Geißelglieder außer dem ersten (dem „3. Fühlerglied“) reduziert worden sind wie z. B. bei den Omphralidae und manchen Bombyliidae. Wenn diese Vermutung zutrifft, könnte man daraus eher einen Hinweis auf eine Verwandtschaft der Acroceridae mit den Nemestrinidae und Bombyliidae als mit den Stratiomyiidae oder Tabanidae ableiten.

Als Stammgruppe der Acroceridae sind von ROHDENDORF (1964) die „Protocyrtyidae“ (mit der einzigen Art *Protocyrtyus jurassicus* Rohdendorf 1938) aus dem oberen Jura (Malm nach ROHDENDORF 1962; ursprünglich als unterer Dogger angesprochen) bezeichnet worden. Ich habe mich (1954) gegen diese Deutung kritisch ausgesprochen. ROHDENDORF (1962) nimmt davon aber keine Notiz, und auch SCHLINGER (1961) nennt ohne Einschränkung *Protocyrtyus* den ältesten bekannten Vertreter der Gruppe.

Das einzige, was in ROHDENDORFS (1938) Beschreibung und Abbildung von *Protocyrtyus jurassicus* für deren Verwandtschaft mit den rezenten Acroceridae sprechen könnte, sind die Fühler. Sie können wegen der Länge und Breite des 3. Fühlergliedes nur mit denen der Panopinae verglichen werden. Wahrscheinlich besitzen einige Panopinae (Abb. 1) wirklich die ursprünglichsten Fühler unter allen rezenten Acroceridae.



Die Übereinstimmung zwischen *Protocyrtus* und den rezenten Panopinae wäre dann als Sympletiomorphie zu deuten, die an sich nicht ausschließt, daß *Protocyrtus* in die Stammgruppe aller rezenten Acroceridae (oder selbst zu den Panopinae) gehören könnte. Auch die sehr kleinen Augen und die infolgedessen breiten Backen würden nicht dagegen sprechen. *Protocyrtus* wäre darin allerdings ursprünglicher als alle rezenten Acroceridae.

Entschieden gegen eine Verwandtschaft spricht aber das Flügelgeäder. Die Acroceridae besitzen im Vergleich zu denjenigen Familien, die allenfalls als Schwestergruppe in Frage kommen, im Flügelgeäder 3 eindeutig abgeleitete Merkmale:

1. Die doppelte Queraderverbindung zwischen dem hinteren Ast des Radialsektors und der Media.
2. Die geschlossene Analzelle (gemeinsame Mündung von  $cu_{1b}$  und  $1a$ ).
3. Die geschlossene Zelle  $M_3$  (gemeinsame Mündung von  $m_3$  und  $m_4$ ).

Das zuerst genannte Merkmal ist für die Acroceridae charakteristisch. Es gehört zum Grundplan nur dieser einen Gruppe. Die beiden anderen Merkmale kommen auch im Grundplan anderer Familien vor (Merkmal 3: Nemestrinidae und Bombyliidae; bei diesen allerdings weitergebildet zum völligen Verlust von  $m_3$ ; Merkmal 2: Stratiomyidae, die nach ROHDENDORF mit den Acroceridae am nächsten verwandt sein sollen, aber auch bei den Therevidae und Omphralidae). Die Frage, ob diese beiden Merkmale bereits von Stammformen übernommen wurden, aus denen außer den Acroceridae noch andere Familien hervorgegangen sind, oder ob sie von den Acroceridae selbständig entwickelt wurden (Konvergenz zu anderen Familien!) ist ungeklärt. Sicher aber ist, daß bei *Protocyrtus* keines der 3 abgeleiteten Merkmale erkennbar ist. Zwar gibt es auch unter den rezenten Acroceridae zahlreiche Gattungen mit, bezogen auf den Grundplan, stark abgeleitetem (reduziertem) Geäder, das mehr oder weniger gut mit dem von *Protocyrtus* übereinstimmt. ROHDENDORF vergleicht den Flügel dieser fossilen Gattung vor allem mit dem der rezenten Gattung *Corononcodes* (Panopinae; vgl. SACK 1936, Taf. III, Fig. 23). Aber nähere Verwandtschaft zwischen *Protocyrtus* und bestimmten (*Corononcodes* oder anderen) rezenten Gattungen der Acroceridae ist wegen des Kopfbaues sehr unwahrscheinlich. Wenn man trotz des Fehlens positiver Gründe *Protocyrtus* in die Stammgruppe der Acroceridae stellen wollte, weil die Möglichkeit, das zu tun, nicht ausgeschlossen werden kann, dann müßte man bei ihr in der Reduktion des Flügelgeäders frühe Konvergenz zu rezenten Gattungen dieser Familie annehmen. Derartige ad hoc erdachte Hypothesen sind jedoch wertlos.

Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß die Acroceridae bereits im Jura als selbständige Gruppe existiert haben. Beweisen läßt sich das aber nicht, auch nicht mit Hilfe von *Protocyrtus*. Nach sorgfältiger Abwägung aller Möglichkeiten, die auf Grund der von ROHDENDORF beschriebenen und abgebildeten Merkmale denkbar wären, muß ich nach wie vor *Protocyrtus* für eine ungedeutete und bis jetzt undeutbare Form halten. Die Form der Fühler, die oben mit denen der Panopinae verglichen wurden, stimmt übrigens ebenso gut mit derjenigen der Omphralidae überein. ROHDENDORF selbst weist schon auf eine gewisse Ähnlichkeit hin, die im Bau des Kopfes zwischen *Protocyrtus* und den von ihm ebenfalls aus dem Jura beschriebenen „Protomphralidae“ besteht. Möglicherweise gehört *Protocyrtus* wirklich in diese Gruppe, deren Beziehungen zu den rezenten Omphralidae aber hier nicht zur Debatte stehen.

### Systematische Gliederung (monophyletische Teilgruppen)

Allgemein werden heute bei den Acroceridae 3 „Unterfamilien“ unterschieden: Panopinae, Philopotinae und Acrocerinae. Da SCHLINGER (1960) wenigstens für die beiden zuerst genannten abgeleitete Merkmale angibt, ist es wahrscheinlich, daß wenigstens diese monophyletische Gruppen sind, und mindestens für die Hauptmasse der Acrocerinae gilt das sicherlich auch (siehe unten).



Die Panopinae sind nach SCHLINGER (1960) dadurch ausgezeichnet, daß ihre Tibien außen zu einem spitzen Sporn ausgezogen sind. Es gibt keine Anzeichen dafür, daß dieser Sporn bei den beiden anderen Unterfamilien etwa sekundär zurückgebildet wurde, und deshalb kann dieses Merkmal wohl als Indiz für die Monophylie der Panopinae angesehen werden.

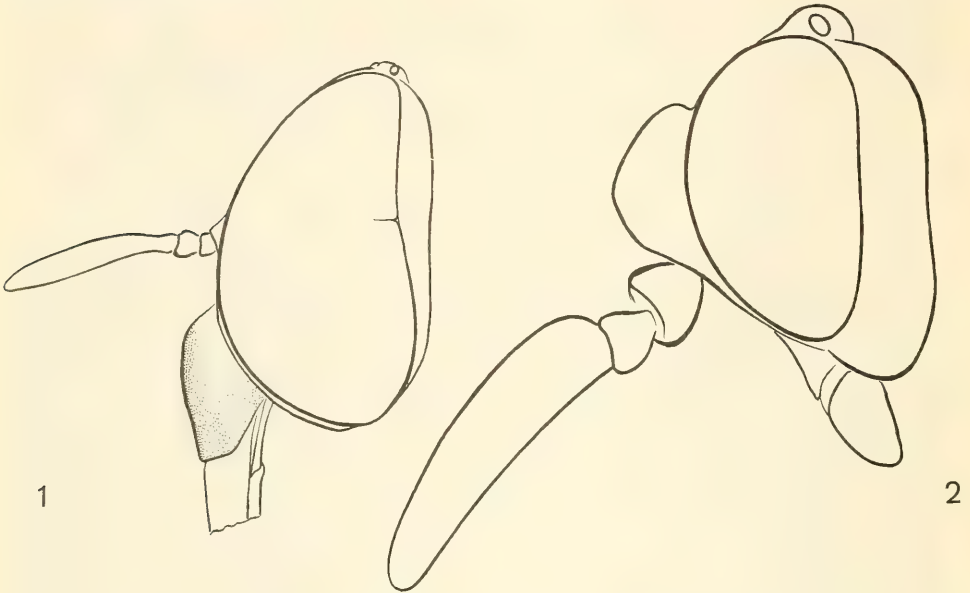


Abb. 1—2. Kopfprofil von *Lasia* spec. (1) und *Ocnaea* spec. (2). Unterfamilie Panopinae.

Das am häufigsten angegebene diagnostische Merkmal der Gruppe, der Bau der Fühler, ist dagegen wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal (bezogen auf den Grundplan der Acroceridae). Das dürfte wenigstens im allgemeinen für die Größe der Fühler und im besonderen dafür gelten, daß der Endabschnitt des 3. Gliedes nicht zu einem Griffel oder einer Borste verschmälert ist (Abb. 1). Ein abgeleitetes Merkmal ist dagegen sicherlich die in manchen Fällen fast monströs zu nennende Vergrößerung und Verbreiterung des 3. Fühlergliedes (Abb. 2). Leider ist nicht genauer bekannt, welche Ausbildungsform der Fühler man für die Acroceridae (und für die Panopinae im besonderen) als ursprünglich ansehen muß.

Fossilienfunde liegen aus dieser Gruppe (Panopinae) nicht vor. MEUNIER hat zwar die von ihm aus dem Baltischen Bernstein beschriebene (1910), später *Eulonchiella eocenica* (MEUNIER 1912) genannte Art mit der nordamerikanischen Gattung *Eulonchus* verglichen, die zu den Panopinae gehört. Seine Abbildungen der Fühler und des Flügelgeäders zeigen aber, daß die Art zu den Philopotinae gehört.

Das Verbreitungsbild der ziemlich umfangreichen Gruppe und die Verwandtschaftsbeziehungen der in ihr vereinigten Gattungen (20 Gattungen nach SCHLINGER 1960) sind noch ziemlich undurchsichtig. Das Vorkommen einiger vielleicht ursprünglicher Gattungen (*Panops*, *Leucopsina*) in Australien spricht aber dafür, daß auch die Panopinae wie die beiden anderen „Unterfamilien“ bereits in der oberen Kreide als selbständige Gruppen existiert haben.

Die Philopotinae sind durch die mächtig entwickelten Prothorakallappen, die in der Mittellinie des Rückens zusammenstoßen, als monophyletische Gruppe gut begründet. Auch im Flügelgeäder besitzen sie einige abgeleitete Grundplanmerkmale:

1. Hinterer Ast des Radialsektors einästig ( $r_4$  fehlt)
  2.  $m_3$  fehlt
  3. Abschlußquerader (tb) der hinteren Basalzelle fehlt;  $m_4$  in breitem Kontakt mit der Diskoidalzelle.
  4. Analzelle kurz;  $cu_{1b}$  kurz und fast senkrecht auf 1a stehend.
- Dazu kommt die sehr charakteristische allgemeine Körperform.

Im Bau der Fühler stimmen die Philopotinae mit den Acrocerinae überein: Bei beiden Unterfamilien sind die Fühler sehr klein, und das 3. Fühlerglied ist im Endabschnitt stylus- oder borstenartig verschmälert wie bei manchen Bombyliidae (z. B. *Petrorossia*). Das spricht dafür, daß die Philopotinae und Acrocerinae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, der die Panopinae als Schwestergruppe gegenüberzustellen sind. Ob auch zwischen den Philopotinae und Acrocerinae ein Schwestergruppenverhältnis besteht, ist noch etwas fraglich. Zwar sind die Philopotinae als monophyletische Gruppe durch die oben angeführten abgeleiteten Merkmale gut begründet. Die Acrocerinae aber sind nur dadurch ausgezeichnet, daß ihnen die abgeleiteten Merkmale der Philopotinae fehlen. Es wäre also nicht ausgeschlossen, daß die eine oder andere Teilgruppe der Acrocerinae mit den Philopotinae näher verwandt ist als die anderen.

Innerhalb der Philopotinae, zu denen nur etwa 45 rezente Arten gehören, gibt es eine Gruppe von Gattungen (*Helle*: Neuseeland; *Megalybus*: Chile; *Dimacrocolus*, *Parahelle* und *Thyllis*: Madagaskar und Südafrika [Abb. 3]), die in der Ursprünglichkeit ihres Flügelgeäders nicht vom Grundplan der Philopotinae abweichen. SCHLINGER (1961) hält die Gattungen *Helle*, *Megalybus* und *Parahelle* für Glieder einer monophyletischen Gruppe („*Megalybus* evolutionary branch“) und nimmt an, daß diese letzten Endes aus dem Norden während der oberen Kreidezeit in ihre heutigen Verbreitungsgebiete auf den Südkontinenten gekommen ist.

Dieses Bild ist wohl in seinen Grundzügen zutreffend, aber wahrscheinlich unvollständig. Es liegt doch nahe, anzunehmen, daß die 3 afrikanisch-madagassischen Gattungen *Parahelle* (Madagaskar), *Dimacrocolus* (Madagaskar) und *Thyllis* (Madagaskar und Südafrika) am nächsten miteinander verwandt sind. Die Annahme, daß *Parahelle* (Madagaskar) mit *Helle* (Neuseeland) bzw. *Helle* und *Megalybus* (Chile) näher verwandt ist als mit den im gleichen Gebiet (Afrika-Madagaskar) verbreiteten Gattungen *Dimacrocolus* und *Thyllis*, kann nicht mit dem Hinweis auf allgemeine Ähnlichkeiten begründet werden, denn diese können auf Sympletiomorphie beruhen. Nur eine sorgfältige Analyse der „Heterobathmie der Merkmale“ (siehe HENNIG 1965 a) kann hier Aufklärung bringen.

Eine 2., sicher monophyletische, Teilgruppe der Philopotinae bilden die Gattungen *Philopota* und *Terphis*. Sie haben ein stark abgeleitetes Flügelgeäder, das aber ohne Schwierigkeiten aus dem der 1. Gruppe abgeleitet werden kann (vgl. Abb. 8—10 mit Abb. 7). Die Gattung *Philopota* ist mit etwa 15 Arten im tropischen Süd- und Mittelamerika und mit etwa 8 Arten in Ostasien (Formosa, China, Korea, Japan), Nordindien und im östlichen Mittelmeergebiet verbreitet. Die Gattung *Terphis*, mit 1 Art aus Südbrasilien und 2 Arten aus der äthiopischen Region (Kongo, Kap) bekannt, ist durch die Reduktion des Rüssels ausgezeichnet. Sie wird von EDWARDS (1930) als „an offshoot of *Philopota*“ bezeichnet (Abb. 4). Wenn auch keine Gründe für die Annahme vorliegen, daß die südamerikanische und die äthiopische Artengruppe von *Terphis* unabhängig „aus der Gattung *Philopota*“ entstanden sind, so bestehen zwischen ihnen nach SCHLINGER (1960) doch beträchtliche Unterschiede.

Da von den beiden erwähnten Teilgruppen der Philopotinae als monophyletisch wohl die zuletzt (*Philopota-Terphis*-Gruppe), nicht aber die zuerst (*Helle-Thyllis*-Gruppe) genannte Gattungsgruppe angesehen werden kann, ist es nicht ohne weiteres möglich, sie einander als Schwestergruppen gegenüberzustellen. Es ist durchaus denkbar, daß die *Philopota-Terphis*-Gruppe mit einem der geographisch getrennten Gattungskomplexe der *Helle-Thyllis*-Gruppe näher verwandt ist als mit anderen.

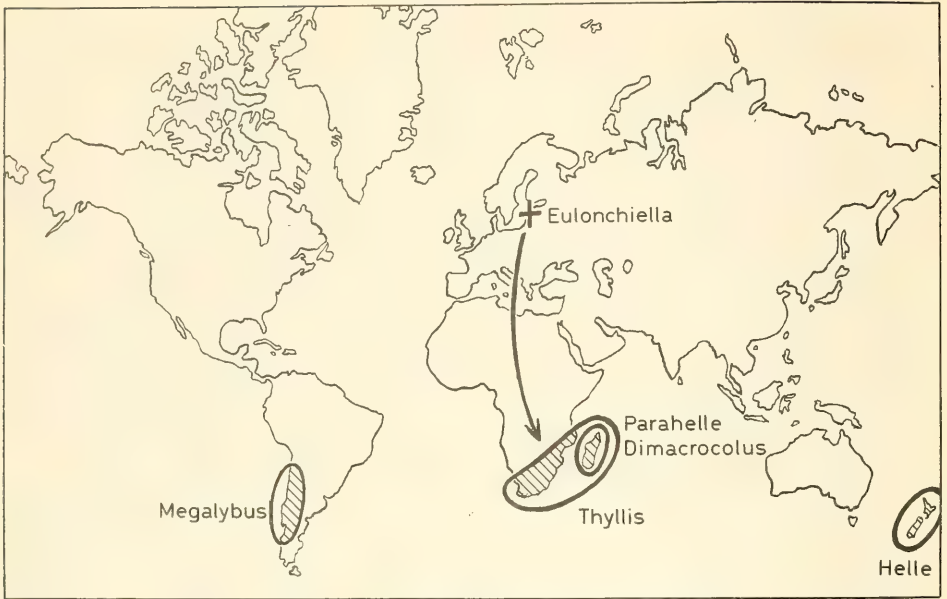


Abb. 3. Geographische Verbreitung der *Helle-Thyllis*-Gruppe der Unterfamilie Philopotinae. Die Monophylie dieser Gruppe ist bisher nicht erwiesen (siehe Text S. 5). Sicher begründet ist die Annahme engerer Verwandtschaftsbeziehungen der Bernstein-Gattung *Eulonchiella* zu der rezenten Gattung *Thyllis* (Pfeil!).

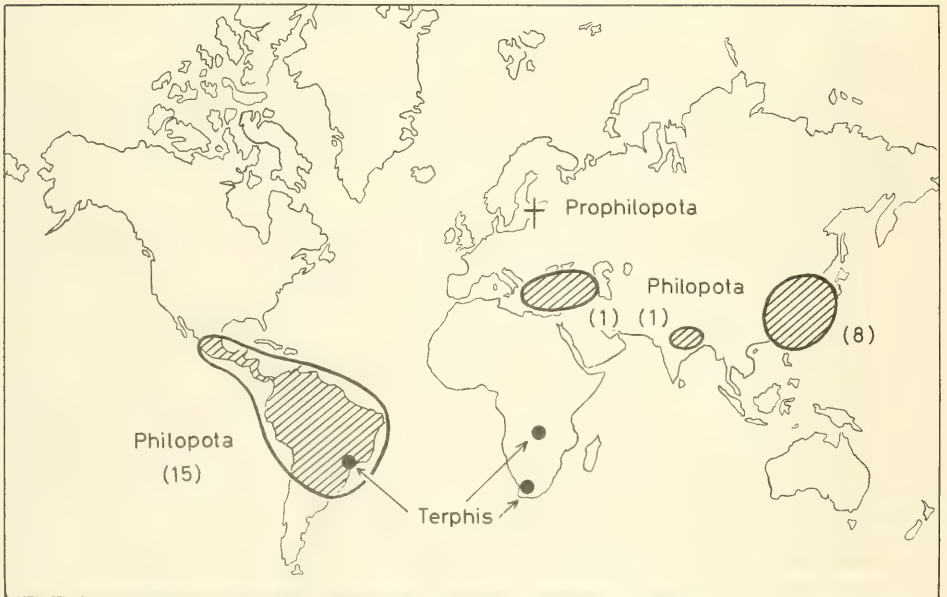


Abb. 4. Geographische Verbreitung der Gattungen *Philopota*, *Terphis* und *Prophilopota* (Bernstein): Unterfamilie Philopotinae. Die Zahl der Arten ist in einigen Gebieten (besonders in Südamerika) vielleicht wesentlich größer als bisher bekannt. Eine neuere Bearbeitung liegt nicht vor. Die in Klammern angegebenen Artenzahlen sind also durchaus provisorisch.



Die Aufklärung dieser Frage wäre wichtig für die Beurteilung der phylogenetischen Stellung von *Eulonchiella eocenica* aus dem Baltischen Bernstein. MEUNIER hatte diese Art mit der nordamerikanischen Gattung *Eulonchus* verglichen, ohne sie aber einer der rezenten Subfamilien zuzuweisen. *Eulonchus* gehört zu den Panopinae. Zu dieser Unterfamilie kann aber, wie MEUNIERs Abbildung der Fühler beweist, *Eulonchiella* nicht gehören. In der Ausbildung des Flügelgeäders (Abb. 6) stimmt diese Gattung mit der *Helle-Thyllis*-Gruppe der Philopotinae genau überein. Auch das Vorhandensein eines ziemlich langen Rüssels („pipette un peu plus longue que le thorax“) weist auf die Philopotinae. Bei den Acrocerinae, an die man nach der Ausbildung der Fühler ebenfalls denken könnte, hat nur *Psilodera* einen ähnlichen Rüssel. Aber das Flügelgeäder dieser Gattung sieht ganz anders aus.

Obwohl MEUNIER das auffälligste abgeleitete Merkmal der Philopotinae, die in der dorsalen Mittellinie zusammenstoßenden Prothorakallappen, nicht erwähnt, halte ich es für so gut wie sicher, daß *Eulonchiella* zu dieser Unterfamilie gehört.

Wenn Professor HULL, wie ich vermute (siehe S. 1), den Holotypus von *Eulonchiella eocenica* noch vor dem Kriege in Königsberg gesehen hat, dann spricht seine Annahme, daß das von ihm untersuchte Tier mit der rezenten Gattung *Thyllis* nahe verwandt war, entschieden dafür, daß wenigstens die für die Philopotinae charakteristischen Merkmale vorhanden waren. Auch aus seiner Zeichnung (Abb. 5) scheint hervorzugehen, daß die Prothorakallappen in der für diese Unterfamilie typischen Weise entwickelt waren. HULL gibt weiterhin durch die Angabe „the eyes meet below the antennae“ eine wichtige Ergänzung zu MEUNIER. Dieser Autor schrieb nur „Yeux réunis sur le front“. Wahrscheinlich hat er den Verlauf der Augenränder unterhalb der Fühler nicht beachtet.

Von Bedeutung ist es wahrscheinlich, daß bei 3 Gattungen (*Dimacrocolus*, *Helle* und *Megalybus*) Maxillarpalpen vorhanden sind und daß bei denselben Gattungen auch die Augen unterhalb der Fühler nicht zusammenstoßen. Wahrscheinlich sind beides ursprüngliche Merkmale. Auf jeden Fall gilt das Vorhandensein der Maxillarpalpen.

Bei *Parahelle* und *Thyllis* fehlen die Maxillarpalpen, und die Augen stoßen unterhalb der Fühler zusammen. Mindestens das zuletzt genannte Merkmal besitzt auch *Eulonchiella* (nach HULL). Sie stimmt mit *Thyllis* auch in der Behaarung der Augen (nach MEUNIER) überein. Bei *Parahelle* sind die Augen dagegen nackt.

Somit spricht alles dafür, daß *Eulonchiella* tatsächlich mit der rezenten südafrikanisch-madagassischen Gattung *Thyllis* am nächsten verwandt ist. Unterschiede lassen sich nicht angeben.

Dieses Ergebnis ist nicht nur tiergeographisch interessant (Abb. 3). Es zeigt auch, daß die Philopotinae zur Bernsteinzeit bereits in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren, denn einige rezente Gattungen (*Dimacrocolus*, *Helle*, *Megalybus* und wohl auch die *Philopota-Terphis*-Gruppe) besitzen noch ursprünglichere Merkmale als *Eulonchiella* und *Thyllis*.

*Eulonchiella eocenica* Meunier (Abb. 3, 5, 6)

1910 MEUNIER, Bull. Soc. Ent. France (1910), p. 177—179, Fig. 1, 2 (Fühler, Flügel): unbenannt.

1912 MEUNIER, Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36, p. 177.

Professor FRANK M. HULL gibt dazu, offenbar nach dem inzwischen verschollenen Holotypus (siehe S. 1), die folgenden Bemerkungen: „Length of body 3.3 mm; of wing 3.33 mm. Thorax, abdomen and legs all black. The eyes meet below the antennae! ?*Thyllis*.“

Ich hatte meine Übersicht über die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Acroceridae bereits abgeschlossen, als ich durch einen glücklichen Zufall von Herrn Dr. Sv. G. LARSSON aus der Bernsteinsammlung des Zoologischen Museums der Universität Kopenhagen ein weiteres Exemplar erhielt, das ebenfalls in die Unterfamilie Philopotinae gehört, aber zweifellos nicht mit *Eulonchiella eocenica* identisch ist. An der

Zugehörigkeit dieser neuen Art, die im folgenden unter dem Namen *Prophilopota succinea* beschrieben ist, zur *Philopota-Terphis*-Gruppe der Philopotinae bestehen keinerlei Zweifel. Die Gruppe unterscheidet sich von der *Helle-Thyllis*-Gruppe (vgl. Abb. 7) durch das stark abgeleitete Flügelgeäder (Abb. 8—10), das bei der im Bernstein gefundenen Art kaum von dem der rezenten Arten abweicht. Die Art aus dem Bernstein bestätigt daher in glücklicher Weise die bereits auf Grund des Fundes von *Eulonchiella* aufgestellte Vermutung, daß die Philopotinae zur Bernsteinzeit schon in mehrere Teilgruppen aufgespalten waren. Auf jeden Fall erweist sie die selbständige Existenz der *Philopota-Terphis*-Gruppe zur Bernsteinzeit.

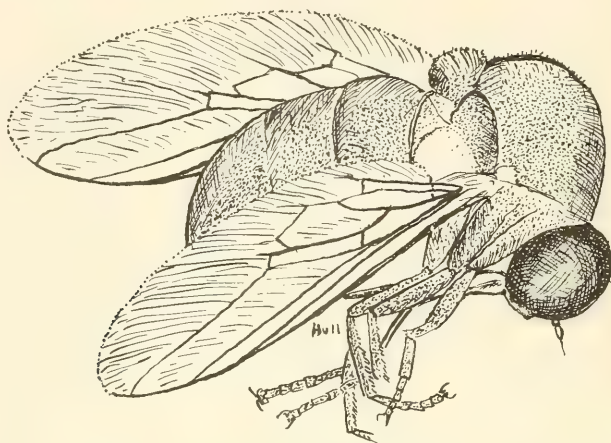


Abb. 5. Habitus von *Eulonchiella eocenica* Meunier. Originalzeichnung von Professor FRANK M. HULL; wahrscheinlich nach dem Holotypus (siehe dazu S. 1).

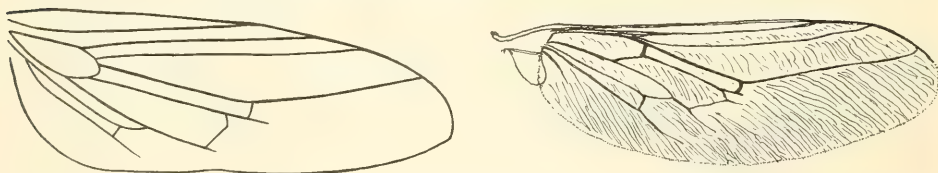


Abb. 6. Flügel von *Eulonchiella eocenica* Meunier. Links: nach MEUNIER 1910; rechts: Originalzeichnung von Professor FRANK M. HULL; wahrscheinlich nach dem Holotypus (siehe dazu S. 1).

Leider lassen sich die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Bernsteinart zu den rezenten Arten dieser Gruppe nicht mit der gleichen Sicherheit feststellen wie ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe im allgemeinen. Das liegt vor allem daran, daß die *Philopota-Terphis*-Gruppe bisher keine moderne Bearbeitung erfahren hat. Man unterscheidet zur Zeit 2 Gattungen: *Philopota* und *Terphis*. Die zuletzt genannte Gattung unterscheidet sich von *Philopota*, soweit bisher bekannt, nur durch abgeleitete Merkmale, vor allem durch die Reduktion der Mundwerkzeuge, während für *Philopota* bisher keine im Vergleich zu *Terphis* abgeleiteten Merkmale angegeben worden sind. Es läßt sich daher bis jetzt nicht entscheiden, ob zwischen den beiden Gattungen ein Schwestergruppenverhältnis besteht oder ob etwa eine Teilgruppe von *Philopota* mit *Terphis* näher verwandt ist als die anderen. Die Tatsache, daß die im Bernstein gefundene Art die (bisher gültigen) diagnostischen Merkmale der Gattung *Philopota* zeigt, will daher nichts besagen. Wir müssen diese Merkmale auch bei den gemeinsamen Vorfahren der beiden rezenten Gattungen *Philopota* und *Terphis* voraussetzen.

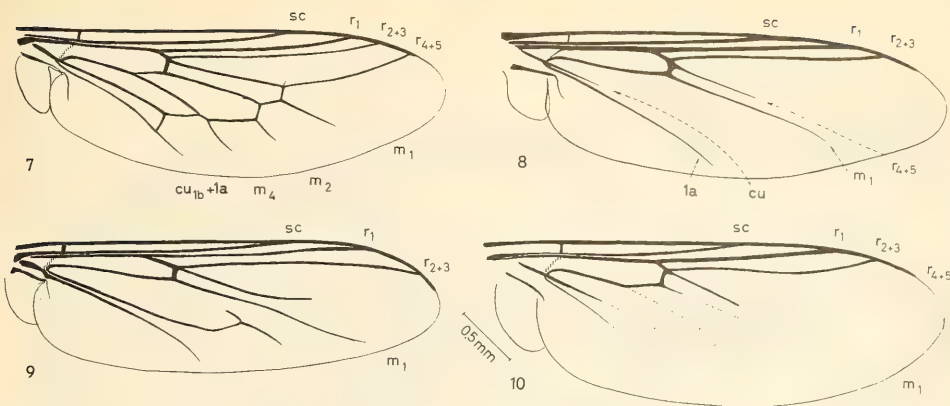


Abb. 7—10. Flügel von *Thyllis crassa* Fabr. (7: Südafrika), *Philopota aenea* Bigot (8: Formosa), *Philopota* spec. (9: Südbrasilien) und *Prophilopota succinea* n. sp. (10: Holotypus, Balt. Bernstein). Die in Abb. 10 punktiert gezeichneten Aderzüge sind zum Teil erst während der Bearbeitung nacheinander sichtbar geworden dadurch, daß sich eine begrenzte Luftschicht unter dem Flügel bei der Erwärmung verschoben hat. An sich ist der Flügel auch an den punktierten Stellen glasklar durchsichtig, ohne bräunlich gefärbte Adern wie in der Nähe des Vorderrandes.

Für die Prüfung der Frage, ob die Bernsteinart in die Stammgruppe der rezenten *Philopota-Terphis*-Gruppe gehört oder ob sie mit einer rezenten Teilgruppe dieses Artenkomplexes näher verwandt ist, müßte man feststellen, ob sie in einigen Merkmalen ursprünglicher ist als alle rezenten Arten oder ob sie abgeleitete Merkmale besitzt, in denen sie nur mit einigen rezenten Arten übereinstimmt. Leider ist ein solcher Vergleich der Merkmale zur Zeit nicht befriedigend durchführbar, weil, wie gesagt, keine moderne Bearbeitung der Gruppe vorliegt und weil die Seltenheit der Arten in den Sammlungen eine unmittelbar vergleichende Untersuchung nicht zuläßt. Mir liegt außer den Literaturangaben nur ein Exemplar von *Philopota* spec. aus Südbrasilien (Sta. Catharina) zum Vergleich vor.

Am nächsten liegt die Annahme, daß die Reduktion der Mundwerkzeuge bei der Gattung *Terphis* eher von Vorfahren mit einem noch verhältnismäßig kurzen und ursprünglich gebauten Rüssel, wie ihn *Prophilopota* zu besitzen scheint, als von Stammformen mit so stark verlängertem Rüssel, wie er für die (alle?) *Philopota*-Arten charakteristisch zu sein scheint, ausgegangen ist. Andererseits deutet aber die Verbreitung von *Terphis* in Südamerika und Afrika und das Fehlen von *Philopota* in Nordamerika (vgl. Abb. 4) auf ein verhältnismäßig hohes Alter der *Philopota-Terphis*-Gruppe hin. Es ist daher möglich, daß *Prophilopota*, falls sie zur Stammgruppe dieses Komplexes gehören sollte, einen überlebenden Seitenzweig darstellte, dessen Vorkommen zur Bernsteinzeit nicht ausschließt, daß die beiden Gattungen *Philopota* und *Terphis* damals ebenfalls schon existierten.

***Prophilopota succinea* novum genus, nova spec. (Abb. 4, 10—12, 15)**

Holotypus: 1 Exemplar (? ♀) mit der Angabe „C. V. HENNINGSSEN 26-2-1965“ in Universitetets Zoolog. Museum, København.

Der Kopf (Abb. 12, 15) des Holotypus ist teils durch weißliche Trübungen, teils durch eine Schmutzschicht, die ihn wie Kohlenstaub überzieht, verhüllt, so daß nicht alle Einzelheiten klar erkennbar sind. Auffällig ist der verhältnismäßig kurze Rüssel (Abb. 15). Ob dieser bei allen rezenten Arten der Gattung *Philopota* so lang ist wie bei der in Abb. 14 dargestellten südamerikanischen Art, ist mir unbekannt. Die (nicht sehr befriedigende) Abbildung, die SACK (1936) von der einzigen paläarktischen Art (*Philopota murina* Loew) gibt, zeigt eher Übereinstimmung des Rüssels mit der rezenten südamerikanischen Art als mit *Prophilopota succinea* aus dem Bernstein. Bei dieser



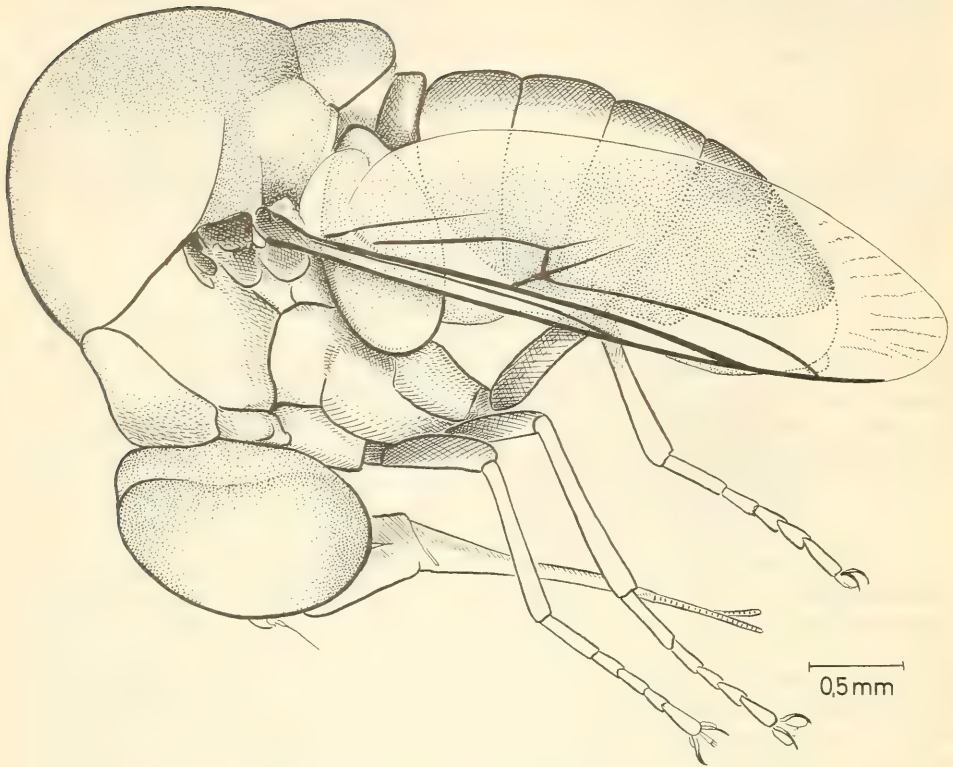


Abb. 11. *Prophilopota succinea* n. sp. Holotypus (Balt, Bernstein). Habitus.

sind kurze (rudimentäre) Palpen deutlich zu erkennen, während diese bei der mir vorliegenden südamerikanischen *Philopota*-Art zu fehlen scheinen. In der Literatur finde ich keine Angaben über das eventuelle Vorhandensein von Palpen bei der rezenten Gattung. Bei *Prophilopota* ist das Untergesicht (mit dem Clypeus) unter den Fühlern stark vorgewölbt; der Rüssel ist nach unten gerichtet. Bei *Philopota* spec. aus Südamerika ist das Untergesicht mit der Basis des Rüssels tief in die „Mundöffnung“ versenkt; der Rüssel selbst ist nach hinten gerichtet. Wenn dieser Unterschied auch wahrscheinlich zum Teil zufallsbedingt ist, glaube ich doch, daß im Bau der Rüsselbasis tatsächlich reale Unterschiede bestehen. Darauf weist wahrscheinlich schon die Form des Kopfes hin. Dieser ist bei *Philopota* spec. aus Südamerika rundlich, während er bei *Prophilopota* deutlich höher ist als lang. Die Augen haben bei *Philopota* im Profil einen ausgesprochen vertikal-elliptischen Umriß. Leider ist der Hinterrand des Auges nicht deutlich, und auch die vom Hinterrande ausgehende Trennungslinie zwischen den oberen und unteren Facetten ist nicht klar zu erkennen. Die Abbildung Sack's von *Philopota murina* gibt kein klares Bild des Kopfes.

Wahrscheinlich stoßen auch bei *Prophilopota* die Augen wie bei den rezenten Arten in der Mittellinie der Stirn zusammen, doch ist das nicht klar zu erkennen. Über den Fühlern ist die Stirn, die hier die Augenränder trennt, bei *Philopota* spec. aus Südamerika ziemlich lang und hoch aufgewölbt. Diese Aufwölbung ist ausgiebig behaart; sie läuft vorn in einen die Fühler trennenden kurzen und spitzen nasenartigen Fortsatz aus. Bei *Prophilopota* ist die Aufwölbung der Stirn außerordentlich flach und klein.

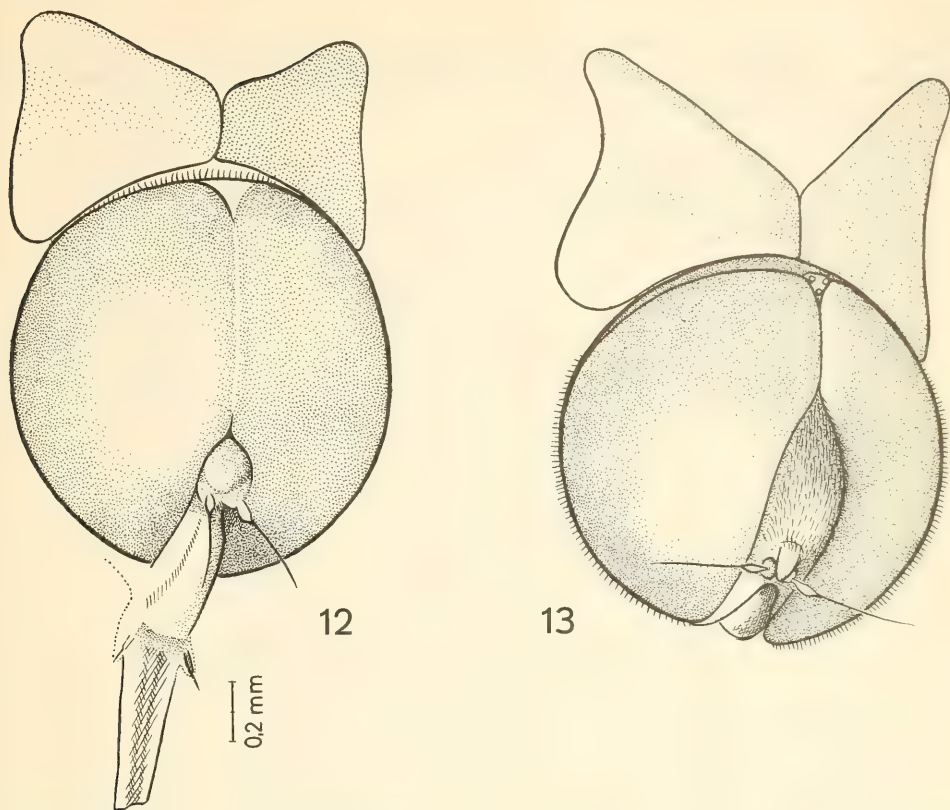


Abb. 12—13. Kopf von *Philopota succinea* n. sp. (12: Holotypus, Balt. Bernstein) und *Philopota* spec. (13: Südbrasilien).

Von einer Behaarung ist nichts zu erkennen. Leider ist sie, ebenso wie die Fühler, von weißlichen Trübungen verhüllt, so daß ihre Grenzen nicht deutlich in Erscheinung treten. Von *Ph. murina* gibt SACK (1936) nur an: „Die Stirn springt etwas vor . . . Unter einem Vorsprung stehen die kleinen . . . Fühler.“ Damit ist wenig anzufangen, aber vielleicht deuten die Angaben eher auf Übereinstimmung mit der mir vorliegenden süd-amerikanischen *Philopota*-Art als auf eine solche mit *Philopota* hin.

Die Behaarung der Augen ist auch bei *Philopota* unter den weißlichen Trübungen zu erkennen.

Außer den angegebenen Merkmalen des Kopfes, die formal als diagnostische Merkmale der Gattung *Philopota* gelten mögen, zeigt diese kaum Besonderheiten, die sie von den rezenten Gattungen unterscheiden.

„Artmerkmale“ von *succinea* angeben zu wollen, wäre reiner Formalismus. Die Prothorakallappen sind verhältnismäßig kurz und breit (Abb. 12), stoßen aber in einer ziemlich langen Mittellinie zusammen. In der Wölbung des Thorax sowie im Bau des Abdomens und der Beine sind keine Unterschiede gegenüber rezenten Arten festzustellen.

Im Flügel sind, ähnlich wie bei den rezenten Arten, die in Abb. 10 punktierten Teile des Geäders nur als Falten entwickelt, die nur bei bestimmter schräger Beleuchtung schattenhaft in Erscheinung treten. Ein besonderes Problem stellt die in Abb. 9 dargestellte *Philopota*-Art aus Südamerika, weil bei ihr die hintere Basalzelle zum Teil von wirklichen, kräftig sklerotisierten Adern umgrenzt ist. Es könnte scheinen, als sei diese Art in diesem Merkmal ursprünglicher als andere rezente *Philopota*-Arten (z. B. *aenea*, Abb. 8) und *Philopota* (Abb. 10). Ich halte es aber für möglich, daß die Skleroti-

sierung der Umrandung der hinteren Basalzelle bei der in Abb. 9 dargestellten rezenten neotropischen *Philopota*-Art eine sekundäre Erscheinung (Resklerotisierung) und damit ein abgeleitetes Merkmal ist.

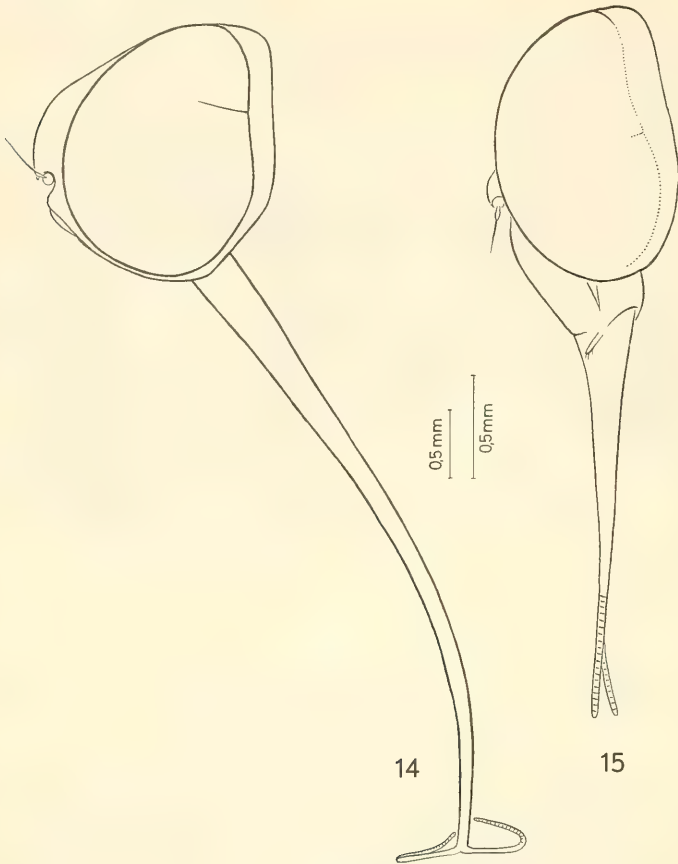


Abb. 14—15. Kopfprofil von *Philopota* spec.  
(14: Südbrasilien) und *Prophilopota succinea* (15: Holotypus, Balt. Bernstein).

Die Färbung des Körpers ist beim Holotypus von *Prophilopota succinea* gleichmäßig schwarzgrau. Es läßt sich natürlich nicht entscheiden, ob das die natürliche Färbung der Art war. Sicher ist nur, daß alle Tibien und Tarsen durchscheinend hellgelb sind und daß sie zweifellos auch im Leben diese Färbung hatten. Die Schenkel sind dagegen schwarz, nur an den Spitzen gelblich aufgehell.

Für die *Acrocerinae* können bisher keine abgeleiteten Grundplanmerkmale angegeben werden. Das gilt aber nur im Hinblick auf die Gattung *Psilodera*, die als einzige einen wohlausgebildeten Rüssel besitzt. Die Gesamtheit der übrigen Gattungen (11 von 12 Gattungen) zeichnet sich durch den stark reduzierten Rüssel aus. Sie kann auf Grund dieses abgeleiteten Merkmals wohl als monophyletische Gruppe angesehen werden (im folgenden: „*Acrocerinae* s. str.“). Zwar kommt Reduktion des Rüssels auch bei einzelnen Gattungen der beiden anderen Unterfamilien (*Panopinae* und *Philopotinae*) vor. Die Berücksichtigung anderer Merkmale zeigt aber, daß die Rückbildung hier unabhängig erfolgt ist. Für die Gattung *Psilodera* ist aber streng genommen bisher nicht bewiesen, daß sie mit den *Acrocerinae* s. str. am nächsten verwandt ist. Nach



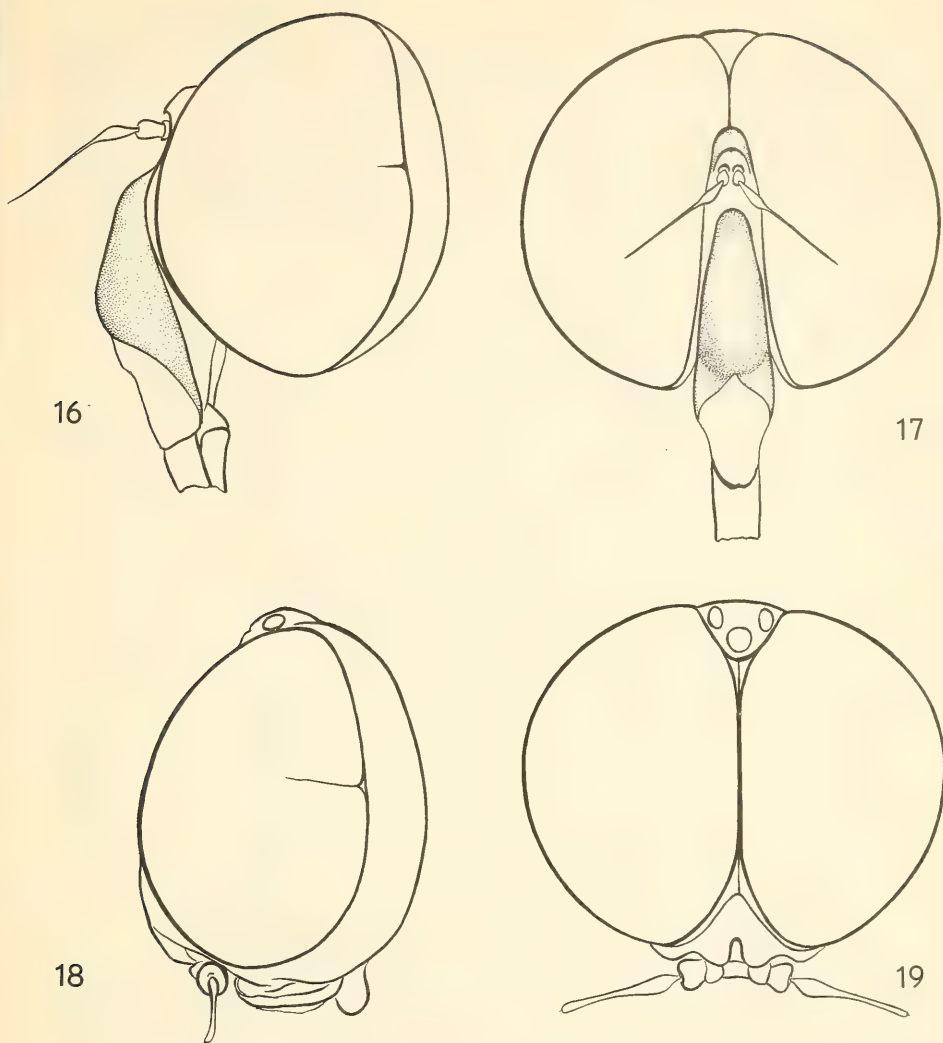


Abb. 16—19. Kopf (Profil und Frontalansicht) von *Psilodera* spec. (16, 17) und *Ogcodes zonatus* Erichson (18, 19).

den bisher angegebenen Merkmalen könnte sie ebensogut die Schwestergruppe der Acrocerinae s. str. allein wie diejenige der Acrocerinae s. str. + Philopotinae sein. SCHLINGER hat sich zwar mehrfach über die Beziehungen („relationships“) dieser und anderer Gruppen geäußert. Seine Ausführungen zeigen aber, daß er unter „relationships“ nicht die phylogenetische Verwandtschaft, sondern die morphologischen Ähnlichkeitsbeziehungen (overall similarity) versteht.

Bei den Acrocerinae s. str. lassen sich wahrscheinlich zwei engere monophyletische Teilgruppen unterscheiden. Sie zeichnen sich durch verschiedene abgeleitete Merkmale aus, deren Entstehung vermutlich mit der Reduktion des Rüssels zusammenhängt.

Als Zustand, von dem die divergierende Entwicklung beider Teilgruppen ausgegangen ist, muß wohl die Stellung der Fühler etwa in der Mitte des Kopfes angenommen werden. Unterhalb der Fühler sind die Augen getrennt. Hier liegt der wulstartig entwickelte Anteclypeus, an den der Rüssel anschließt. Dieser ursprüngliche Zustand

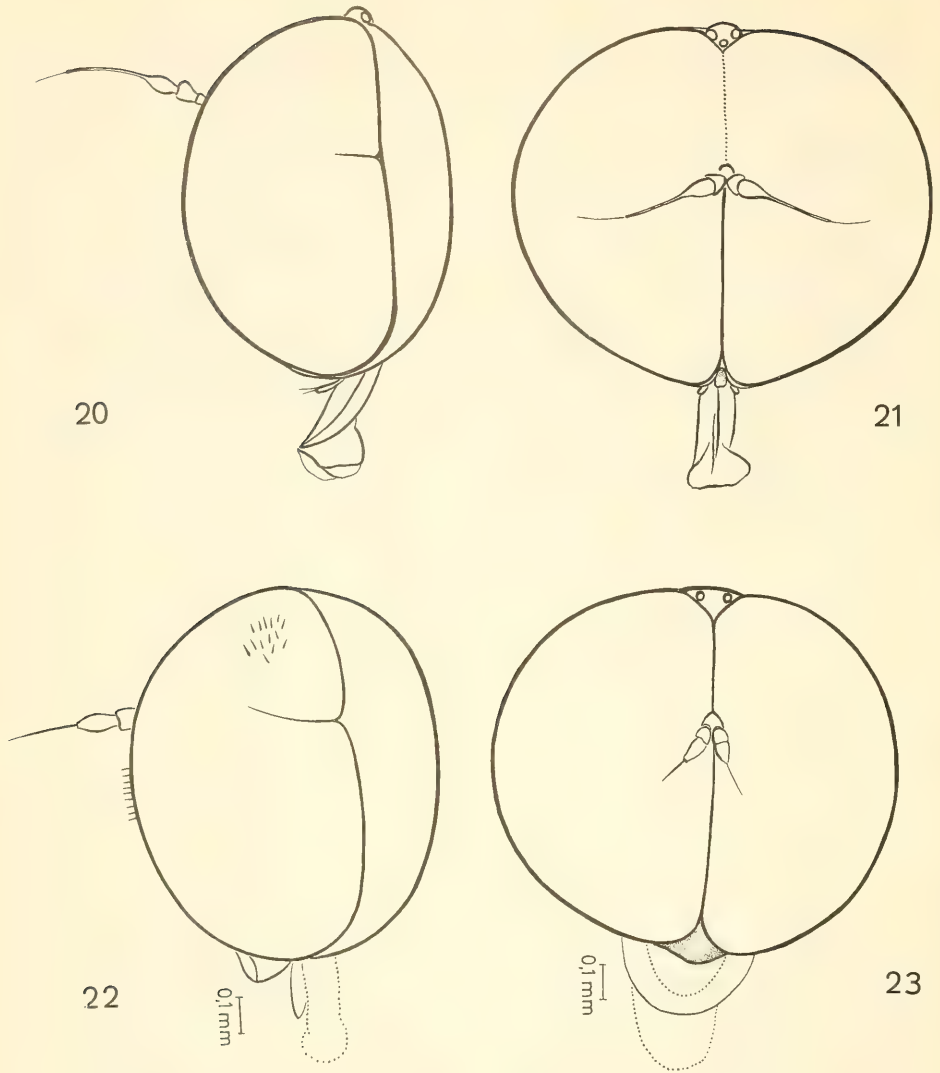


Abb. 20—23. Kopf (Profil und Frontalansicht) von *Holops cyaneus* Phil. (20, 21) und *Villalites electrica* n. sp. (22, 23: Holotypus, Balt. Bernstein).

(Abb. 16, 17) ist noch bei der Gattung *Psilodera* (10 Arten in Südafrika, 1 Art angeblich aus Indien beschrieben, vielleicht aber ebenfalls aus Südafrika stammend) erhalten, über deren Beziehungen zu den Acrocerinae s. str. soeben schon gesprochen wurde.

Bei der 1. Teilgruppe der Acrocerinae s. str. (*Ogcodes*-Gruppe mit den Gattungen *Sabroskya*, *Meruia*, *Thersitomyia* und *Ogcodes*) sind die Fühler nach unten verschoben (Abb. 18, 19). Sie stehen unmittelbar über dem Mundrande, und die Augen stoßen unterhalb der Fühler nicht zusammen. Offenbar wurde die Verschiebung der Fühler nach unten durch die Reduktion des Anteclypeus ermöglicht.

Bei der 2. Teilgruppe (*Villalus*-*Opsebius*-Gruppe) blieben die Fühler zunächst in der Mitte des Kopfes, aber die Augen stoßen auch unterhalb der Fühler zusammen

(Abb. 20, 21). Die Fühler sind also hier vollkommen von den Komplexaugen eingeschlossen. Dieser Zustand ist nur bei den rezenten Gattungen *Apsona* (1 Art in Neuseeland), *Holops* (3 Arten in Chile) und *Villalus* (1 Art in Chile) erhalten.

Bei einer weiteren Gattungsgruppe (*Cyrtus*, *Subcyrtus*, *Acrocera*, *Sphaerops*<sup>1</sup>, *Opsebius*) sind die Fühler weit nach oben verschoben (Abb. 24, 25). Sie stehen hier unmittelbar vor dem Ozellenhöcker. Über ihnen stoßen die Komplexaugen nicht mehr zusammen. Es ist wohl sicher, daß dieser Zustand aus dem vorher beschriebenen (*Holops*, *Villalus*) hervorgegangen ist.

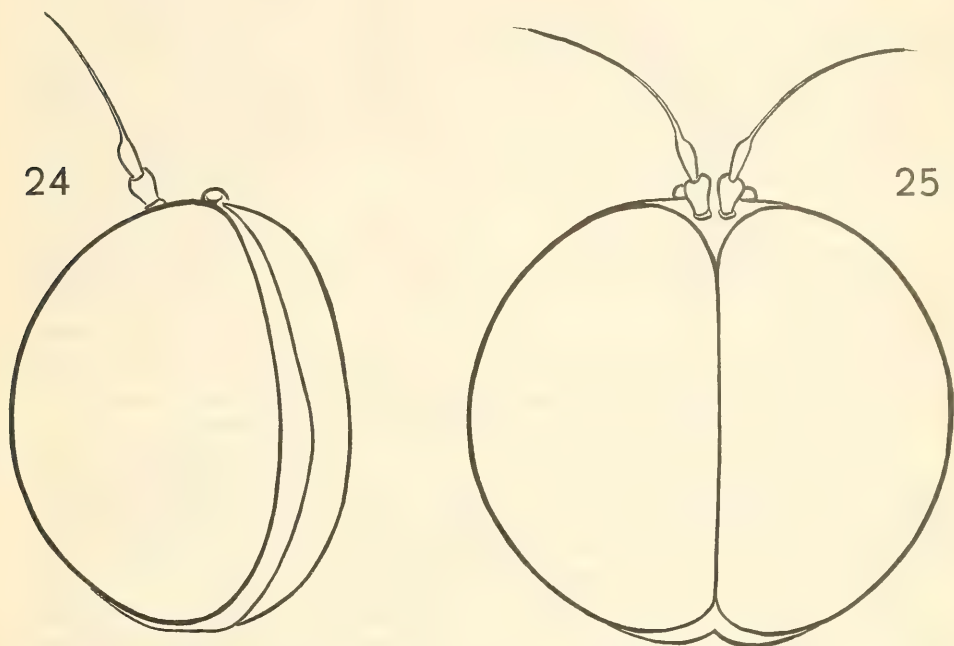


Abb. 24—25. Kopf (Profil und Frontalansicht) von *Opsebius diligens* O. S.

Man ist zunächst geneigt, auch diese Veränderungen des Ausgangszustandes (der wahrscheinlich bei *Psilodera* erhalten ist) mit einer Reduktion des Rüssels in Verbindung zu bringen, da fast alle Gattungen der *Villalus-Opsebius*-Gruppe einen reduzierten Rüssel besitzen. Aber *Apsona* hat einen langen Rüssel. Es wäre auch daran zu erinnern, daß bei der Gattung *Thyllis* (Unterfamilie Philopotinae, siehe oben S. 7), deren Augen unter den Fühlern zusammenstoßen wie bei der *Villalus-Opsebius*-Gruppe, ebenfalls ein langer Rüssel vorhanden ist. Es müssen also noch andere, bisher undurchsichtige Beziehungen im Spiele sein, und es wäre eine höchst reizvolle und wichtige Aufgabe, die verschiedenen Wege und Bedingungen, unter denen bei den Acroceridae eine Verlängerung oder eine Reduktion des Rüssels erfolgt, genau zu untersuchen.

Leider sind die Verwandtschaftsbeziehungen der neuseeländischen Gattung *Apsona* (1 Art: *muscaria* Westwood) bisher noch nicht geklärt. PARAMONOW (1955) hält sie für „possibly congeneric“ oder jedenfalls nahe verwandt mit der nordamerikanischen Gattung *Eulonchus*, die zu den Panopinae gehört.

Aber EDWARDS schrieb schon 1930 (p. 196): „The nearest ally of *Holops* is perhaps *Apsona*, Westwood, of which only one species is known, this occurring in New Zealand. *Apsona* has been referred to the Panopinae, and has the venation almost exactly as

<sup>1</sup> Der Name *Sphaerops* Philippi 1865 ist übrigens durch *Sphaerops* Gray 1845 (Reptilia) präokkupiert.



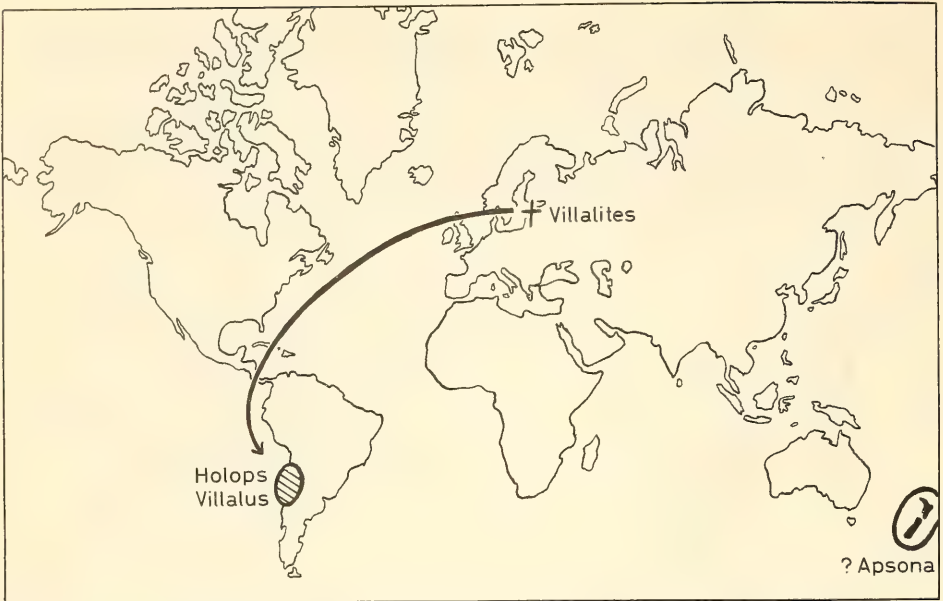


Abb. 26. Geographische Verbreitung der *Villalus*-Gruppe (Unterfamilie Acrocerinae). Fraglich ist die Zugehörigkeit der Gattung *Apsona* (Neuseeland) zu dieser Gruppe.

in *Lasia*, with  $R_5$  curved upwards, but it has the apical half of the third antennal segment much more slender than the basal half, and thus shows an approach to the Oncodinae“ (Oncodinae = Acrocerinae). Ich neige zu der Annahme, daß EDWARDS bei der Deutung von *Apsona* auf dem richtigen Wege war.

Bei der nachstehend aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Art (*Villalites electrica*) stehen die Fühler in der Mitte des Kopfes und sind rings von den über und unter ihnen zusammenstoßenden Komplexaugen umschlossen (Abb. 23). Sie stimmt also in dieser Beziehung mit *Apsona* (Neuseeland) und mit den beiden chilenischen Gattungen *Villalus* und *Holops* überein. Diese Übereinstimmung bedeutet aber zunächst noch nicht nähere Verwandtschaft, sondern besagt nur, daß es noch zur Bernsteinzeit in Europa Arten der Acrocerinae s. str. mit so ursprünglichen Merkmalen gegeben hat, wie sie heute nur noch bei Arten in Neuseeland und Chile vorkommen.

*Villalites* besitzt aber einige abgeleitete Merkmale, die es sehr wahrscheinlich machen, daß diese fossile Gattung tatsächlich mit der rezenten chilenischen Gattung *Villalus* am nächsten verwandt ist:

### 1. Offene Analzelle: $cu_{1b}$ und 1a getrennt mündend.

An sich ist die offene Analzelle bei den Brachycera zweifellos ein ursprüngliches Merkmal. Im Grundplan der Acroceridae aber ist die Analzelle geschlossen (Abb. 27, 30). Im Hinblick auf die Tatsache, daß die Gattung *Villalus* nach ihren sonstigen Merkmalen nur ein sehr untergeordneter Zweig am Stammbaum der Acroceridae sein kann, halte ich es für sehr unwahrscheinlich, daß die offene Analzelle bei dieser Gattung ein ursprüngliches Merkmal ist. Wahrscheinlich ist die getrennte Mündung von  $cu_{1b}$  und 1a sekundär. Das muß auch für *Villalites* gelten.

Für diese Deutung spricht ein Exemplar von *Lasia aenea* Phil. im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart, bei dem  $m_3$  und  $m_4$  getrennt münden, die Flügelzelle  $M_3$  infolgedessen offen ist (Abb. 32). Zum Grundplan der Acroceridae gehört eine geschlossene Zelle  $M_3$  sicherlich ebenso wie eine geschlossene Analzelle. Mir ist nichts darüber bekannt, daß eine getrennte Mündung von  $m_3$  und  $m_4$  bei Acroceridae bisher jemals gefunden worden wäre. Auch bei *Lasia aenea* Phil. ist die Zelle  $M_3$  normalerweise geschlossen (vgl. Fig. 202 bei HENNIG 1954). Das Stuttgarter Exemplar beweist auf jeden Fall, daß sekundäre Öffnung von Flügelzellen bei den Acroceridae vorkommen kann.

## 2. $m_3$ fehlt.

Bei *Apsona* und *Holops*, den beiden einzigen anderen Gattungen, mit denen *Villalites* wegen der Stellung der Fühler inmitten der ringsum geschlossenen Komplexaugen verglichen werden kann, ist  $m_3$  und damit eine geschlossene Zelle  $M_3$  vorhanden, wie es auch dem Grundplan der Acroceridae entspricht (Abb. 30). Reduktion von  $m_3$  kommt zwar auch bei den Gattungen mit nach oben verschobenen Fühlern (*Opsebius* u. a., Abb. 28) vor. Sie ist aber hier wahrscheinlich, wie die Berücksichtigung anderer Merkmale zeigt, unabhängig entstanden.

## 3. $m_{1+2}$ nicht gegabelt.

Dieses für die rezente Gattung *Villalus* charakteristische Merkmal (Abb. 29) ist bei *Villalites* leider nicht erkennbar, weil beide Flügel unvollständig erhalten sind (Abb. 31).

Sollte sich später an einem besser erhaltenen Exemplar zeigen, daß  $m_{1+2}$  tatsächlich auch bei *Villalites* nicht gegabelt ist, dann wäre durch die drei hier aufgeführten Merkmale so gut wie sicher bewiesen, daß *Villalus* und *Villalites* zusammen eine engere monophyletische Gruppe bilden. Aber auch wenn  $m_{1+2}$  gegabelt sein sollte wie bei *Apsona*, *Holops*, *Opsebius* u. a., wäre diese Annahme nicht widerlegt. Das würde nur bedeuten, daß *Villalites* in diesem Merkmal noch ursprünglicher ist als die rezente Gattung *Villalus*.

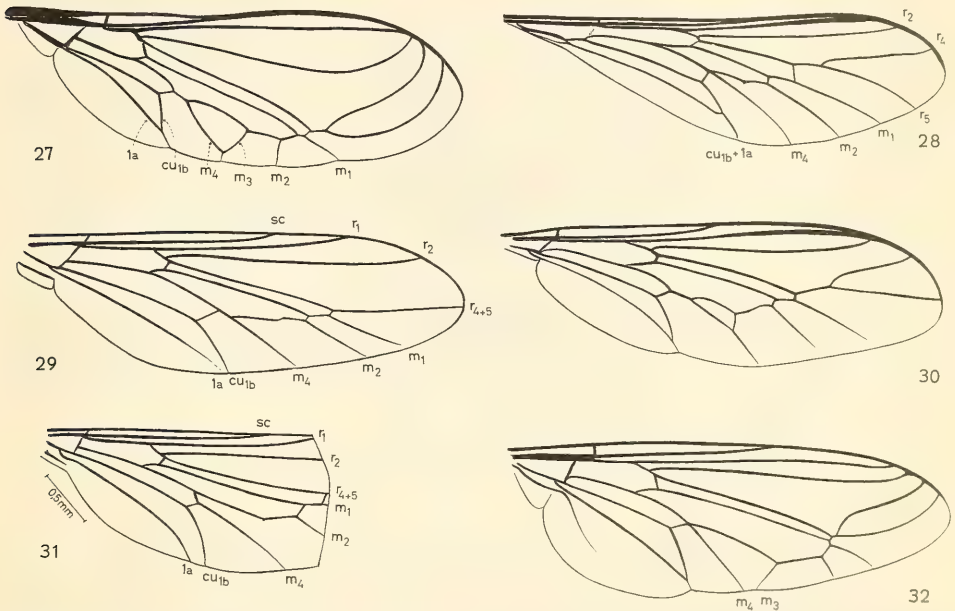


Abb. 27—32. Flügel von *Psilodera bipunctata* Wiedemann (27), *Opsebius diligens* O. S. (28), *Villalus chilensis* Cole (29; gezeichnet nach COLE 1938), *Holops cyaneus* Phil. (30), *Villalites electrica* n. sp. (31: Holotypus, Balt. Bernstein) und *Lasia aenea* Phil. (32; Exemplar mit getrennter Mündung von  $m_3$  und  $m_4$ ).

In verschiedenen Merkmalen (z. B. im Vorhandensein eines deutlichen, wenn auch kurzen Rüssels) unterscheidet sich *Villalites* von *Villalus*. Diese unterscheidenden Merkmale sind unten bei der Beschreibung von *Villalites electrica* angeführt, da es hier, für die Feststellung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen, nur auf den Nachweis übereinstimmender abgeleiteter Merkmale (Synapomorphie) ankam.

Die Feststellung, daß *Villalites electrica* zur 2. Teilgruppe (*Villalus*-*Opsebius*-Gruppe) der Acrocerinae s. str. gehört und in dieser Teilgruppe wahrscheinlich mit *Villalus* am nächsten verwandt ist, beweist, daß die Acrocerinae, ganz abgesehen von *Psilodera*, zur Bernsteinzeit bereits in mindestens zwei, wahrscheinlich aber mehr Teilgruppen aufgespalten waren, die noch rezente Vertreter besitzen.

Dieses Bild vom hohen Alter mehrerer Teilgruppen der Acrocerinae wird ergänzt und bestätigt durch die Untersuchung der geographischen Verbreitung. Nach SCHLINGER (1960) sind die ursprünglichsten Vertreter der „Gattung“ *Ogcodes* in Neuseeland (*Protogcodes paramonovi* Schlinger und „*brunneus*-Gruppe“ von *Ogcodes* s. str.) verbreitet. Das spricht dafür, daß die „Gattung“ *Ogcodes* bereits in der Oberen Kreide existierte. Da es aber in der *Ogcodes*-Gruppe der Acrocerinae (siehe S. 14) noch ursprünglichere Gattungen gibt (z. B. *Sabroskya*), deren Ableitung von *Ogcodes* nicht möglich ist, können auch diese (einzeln oder als Gesamtstamm) nicht nach der Oberen Kreide entstanden sein. Auch die *Villalus-Opsebius*-Gruppe muß, als Schwestergruppe der *Ogcodes*-Gruppe, zu dieser Zeit schon existiert haben.

Daraus und aus der weiteren Tatsache, daß auch das Verbreitungsbild der anderen „Unterfamilien“ (Panopinae, Philopotinae) für ein hohes Alter aller dieser Gruppen spricht, ergibt sich, daß mehrere Teilgruppen der Acroceridae, was ihr Alter anbetrifft, den ältesten Familien der Acalyptratae (z. B. Sciomyzidae, Helcomyzidae; siehe HENNIG 1965 c) entsprechen. Wollte man es also als eines der Ziele der Systematik ansehen, vergleichbare monophyletische Gruppen mit dem gleichen Range (Familien, Unterfamilien, Tribus) zu bezeichnen und wollte man zur Vergleichsgrundlage das Alter der genannten Acalyptraten-Gruppen wählen, dann müßte man bei den Acroceridae (die im ganzen dann mindestens als Überfamilie zu bezeichnen wären) mehrere Familien unterscheiden (vgl. dazu HENNIG 1965 b und 1965 c). Übrigens würde dagegen auch von dem Standpunkte aus, der die morphologische Divergenz bewertet wissen möchte, kaum viel einzuwenden sein; denn es dürfte sehr schwer werden, zu beweisen, daß die Unterschiede zwischen den „Familien“ der Acalyptratae größer sind als die zwischen den heutigen „Unterfamilien“ oder sogar Gattungsgruppen der Acroceridae.

Da zu den Acroceridae (soweit bekannt) nur etwa 350 rezente Arten gehören, dürfte es, bei dem hohen Alter vieler Teilgruppen, zur Bernsteinzeit kaum eine Art gegeben haben, aus der mehr als 100 rezente Arten hervorgegangen sind. Wahrscheinlich ist die Durchschnittszahl der rezenten Arten, die auf eine Art der Bernsteinzeit zurückgeführt werden müssen, viel geringer.

*Villalites electrica* **novum genus, nova spec.** (Subfam. Acrocerinae)  
(Abb. 22, 23, 31, 33, 34)

**Holotypus:** 1 ♂ (?) Nr. 19115, Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt am Main.

Die für die Beurteilung der systematischen Stellung wichtigen Merkmale sind bereits oben angeführt worden. Hier sollen vor allem noch einige Merkmale genannt werden, in denen sich das vorliegende Exemplar von der offenbar nächstverwandten rezenten Gattung *Villalus* Cole unterscheidet:

Kopf im ganzen anscheinend wie bei *Villalus*. Das gilt im besonderen auch für die sehr kurze, aber dichte Behaarung der Augen. Leider ist die Region des Rüssels nicht deutlich zu erkennen. *Villalus* hat nach COLE keinen Rüssel. Es scheint aber, daß bei *Villalites* der Rüssel etwa die gleiche Länge besessen hat wie bei *Holops*. Die Fühler sind offenbar denen von *Villalus* sehr ähnlich und zeigen auch bei *Villalites* eine deutliche rotbraune Färbung. Das 1. Glied ist bei beiden Gattungen übereinstimmend sehr klein und ohne genaue Untersuchung nicht zu erkennen. Unterschiede zeigt anscheinend das 3. Glied. Bei *Villalus* ist dieses nach COLE, vermutlich ähnlich wie bei *Holops*, in einen schlanken Stylus ausgezogen, der am Ende leicht verbreitert ist und hier eine mikroskopisch kleine Borste trägt. Bei *Villalites* (Abb. 34 A) ist das 3. Fühlerglied nicht in einen Stylus ausgezogen. Es trägt am Ende eine im Vergleich zur Länge der Fühler recht lange, aber sehr feine Borste, die anscheinend der bei *Villalus* am Ende des Griffelfortsatzes stehenden Borste entspricht. Da *Villalus* im Bau der Fühler weit-



gehend mit *Holops* übereinstimmt, ist die Fühlerbildung bei *Villalites* wahrscheinlich als abgeleitet zu betrachten. Das Ozellendreieck ist sehr klein, flach und nicht als Höcker entwickelt. Nur 2 Ozellen sind zu erkennen. Der vordere, unpaare, der bei *Villalus* noch vorhanden ist, ist bei *Villalites* anscheinend reduziert.

Thorax im ganzen mit wenig auffälliger Behaarung. Nur die Mesopleura ist länger behaart. Thorax und Scutellum ganz schwarz. Die Halteren haben dieselbe rotbräunliche Behaarung wie die Fühler. Die Prothorakallappen (Humeralschwellungen) sind nach COLE bei *Villalus* ziemlich groß, aber breit getrennt. Bei *Villalites* ist der Zwischenraum, der sie trennt, kaum breiter als das Ozellendreieck.

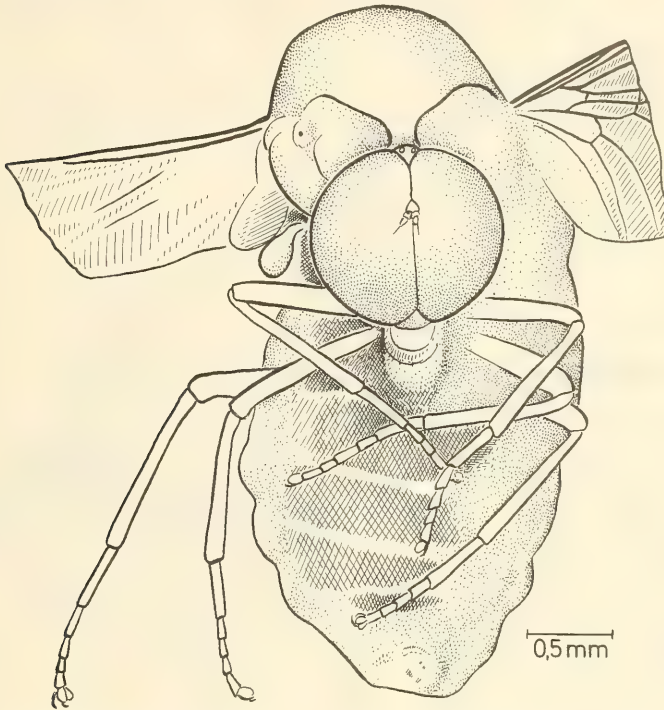


Abb. 33. *Villalites electrica* n. sp. Holotypus, Balt, Bernstein. Habitus, von vorn.

Bei dem einzigen vorliegenden Exemplar ist der Distalabschnitt beider Flügel abgeschliffen. Daher läßt sich leider nicht feststellen, ob  $r_{4+5}$  gegabelt (wie z. B. bei *Holops*) oder einfach war wie bei *Villalus*. In den übrigen Merkmalen des Geäders aber weicht *Villalites* nur wenig von *Villalus* ab. Die  $m_3$  fehlt bei beiden Gattungen: die Zelle  $M_3$  ist also nicht von  $M_2$  getrennt. Bei *Villalites* ist von  $m_3$  nur ein sehr kurzer, kaum erkennbarer Stumpf vorhanden. Die m-cu-Querader (tb nach der von mir 1954 verwendeten Terminologie) verbindet bei *Villalus* die  $cu_{1b}$  mit dem Unterrand der Diskoidalzelle wie z. B. auch bei *Holops*. Bei *Villalites* dagegen (Abb. 31) verbindet sie  $cu_{1b}$  mit dem von der Diskoidalzelle freien Teil der  $m_4$ . Die Analzelle ist bei *Villalites* wie bei *Villalus* offen. Während aber die Analader (1a) bei *Villalus* nach COLE den Flügelrand nicht ganz erreicht, ist sie bei *Villalites* bis zum Rande als deutliche Ader entwickelt. Anscheinend ist die Analzelle am Ende bei *Villalites* etwas weniger verengt als bei *Villalus*. Eine Alula ist bei *Villalites* nicht zu erkennen. Über *Villalus* schreibt COLE: "Alula not projecting." Bei *Villalus* ist die Membran der vorderen Flügelzellen ziemlich dicht mit sehr feinen, kurzen, bräunlichen Haaren besetzt. Davon

ist bei *Villalites* nichts zu erkennen. Das Thorakalschüppchen trägt, anscheinend wie bei *Villalus* kurze Haare. Das Abdomen weicht anscheinend nicht von dem von *Villalus*, *Holops* und anderen Gattungen ab.

Beine hell gelblich.

Körperlänge etwa 4,5 mm.

In einigen Merkmalen (Fehlen der Flügelbehaarung, voll entwickelte Analader?) ist *Villalites* anscheinend ursprünglicher als *Villalus*, in anderen (Bau der Fühler, Lage der m-cu-Querader?, Fehlen des vorderen Ozellus?) dürfte sie etwas stärker abgeleitet sein. *Villalites electrica* dürfte daher ausgestorben sein ohne Nachkommen zu hinterlassen und nicht als Stammart der rezenten *Villalus chilensis* Cole anzusehen sein.

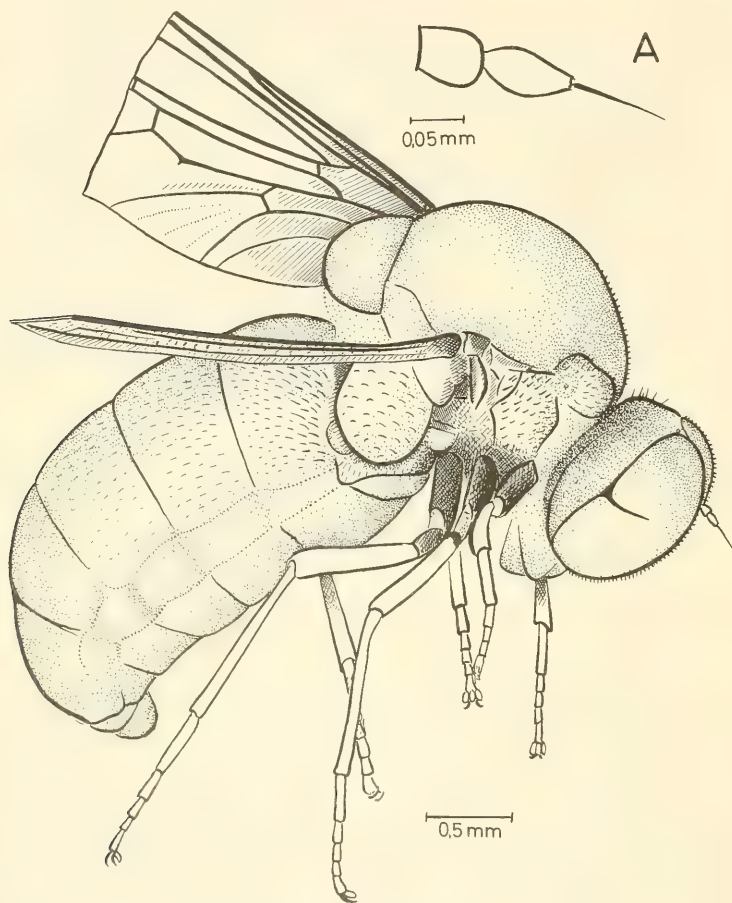


Abb. 34. *Villalites electrica* n. sp. Holotypus, Balt. Bernstein.

Habitus, von der Seite. In Teilabbildung A ist der Fühler stärker vergrößert gezeichnet.

Alle rezenten Acroceridae, über deren Lebensweise etwas bekannt ist, sind Spinnenparasiten. Ohne Zweifel galt das auch für *Eulonchiella eocenica* und *Villalites electrica*. Leider ist gerade über die Wirte der mit *Eulonchiella* und *Villalites* am nächsten verwandten rezenten Gattungen gar nichts bekannt. Sonst wäre es vielleicht möglich, Schlüsse auf die mutmaßlichen Wirte der fossilen Formen zu ziehen, da die Spinnen des Bernsteins durch die Arbeiten PETRUNKEWITSCH's gut bekannt sind.

## Literaturverzeichnis

- COLE, F. R.: A new Genus of Cyrtidae from South America. — Ent. News 29, p. 61—64, 1918.
- CRAMPTON, G. C.: The Diptera or true flies of Connecticut. Fasc. 1: External Morphology. — Bull. State Geol. Nat. Hist. Survey Connecticut 64, p. I—X und p. 1—174, 1942.
- EDWARDS, F. W.: Bombyliidae, Nemestrinidae and Cyrtidae. — Dipt. Patag. South Chile 5, p. 162—197, 1930.
- HENDEL, Fr.: Diptera = Fliegen in KÜENTHAL-KRUMMBACH, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, 1936—1937.
- HENNIG, W.: Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388, 1954.
- Phylogenetic Systematics. — Ann. Rev. Ent. 10, p. 97—116, 1965 a.
- Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 141, p. 1—99, 1965 b.
- Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 145, p. 1—215, 1965 c.
- HULL, F. M.: A revisional study of the fossil Syrphidae. — Bull. Mus. Comp. Zool. 95, p. 215—355, 1945.
- MEUNIER, F.: Sur un Cyrtidae de l'ambre de la Baltique. — Bull. Soc. ent. France (1910), p. 177—179, 1910.
- Coup d'oeil rétrospectif sur les Diptères du succin de la Baltique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles 36, Mém., p. 160—186, 1912.
- PARAMONOW, S. J.: New Zealand Cyrtidae and the Problem of the Pacific Island Fauna. — Pacific Science 9, p. 16—25, 1955.
- ROHDENDORF, B. B.: Mesozoische Dipteren aus Kara-tau I. Brachycera und einige Nematocera. — Trudy paleontol. Inst. (Akad. Nauk SSSR) 7, p. 29—67, 1938.
- Ordnung Diptera in: Osnovy Paleontologii 9 (Myriopoda, Insecta, Chelicerata), p. 307—344, Moskau 1962.
- Istoritscheskoje razvitie dwukrylych nasjekomych. — Trudy paleontolog. Inst. (Akad. Nauk SSSR) 100, p. 1—311, 1964.
- SACK, P.: Cyrtidae (Acroceridae) in E. LINDNER, die Fliegen der paläarktischen Region IV. 1. Stuttgart 1936.
- SCHLINGER, E. J.: A Revision of the genus *Ogcodes* Latreille with particular reference to species of the western hemisphere. — Proc. U. S. Nat. Mus. 111, p. 227—336, 1960.
- A Review of South African Acroceridae. — Ann. Natal Mus. 14, p. 459—504, 1960.
- A Review of the Acroceridae of Madagascar. — Mém. Inst. scient. Madagascar (E) 12, p. 257—267, 1961.
- SCUDDER, S. H.: The Tertiary Insects of North America. — Rep. U. S. Geol. Surv. XIII, 734 pp., 1890.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3











# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. November 1966

Nr. 166

### Bombyliidae im Kopal und im Baltischen Bernstein

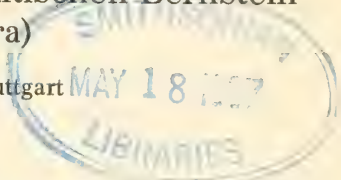
(Diptera: Brachycera)

574.0693

5937

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 27 Abbildungen



Vor nahezu 30 Jahren hat PARAMONOW (1939) zusammengestellt, was damals über fossile Bombyliidae bekannt war. Er verzeichnete 35 Arten, ausschließlich aus dem Tertiär von Europa und Nordamerika.

Die ältesten bekannten Bombyliidae sind im Baltischen Bernstein gefunden worden. PARAMONOW nennt 4 Arten aus verschiedenen Unterfamilien. Von diesen sind aber 2 („*Bombylius* sp.“ BERENDT 1830 und „*Anthrax* [*Hemipenthes* s.l.] sp.“ BURMEISTER 1832) nicht eigentlich beschrieben, sondern von ihren Autoren nur beiläufig erwähnt worden. Mindestens bei der von BERENDT aufgeführten Art (die PARAMONOW in der Unterfamilie Bombyliinae verzeichnet) ist es aber möglich bzw. sehr wahrscheinlich, daß sie mit der von LOEW später (1850) unter dem Namen *Corsomyza crassirostris* (aufgeführt bei PARAMONOW in der Unterfamilie Usiinae; vgl. dazu unten) erwähnten Art identisch ist; denn das im Paläontologischen Institut der Humboldt-Universität, Berlin, als „Original“ von *Corsomyza crassirostris* bezeichnete Exemplar stammt aus der Sammlung BERENDT. Dasselbe gilt für ein weiteres Exemplar dieser Art im British Museum. Auf jeden Fall sind die Angaben von BERENDT und BURMEISTER als Nachweise bestimmter Teilgruppen der Bombyliidae im Bernstein ganz unbrauchbar.

Für die von GIEBEL (1852) ebenfalls angeblich aus dem Bernstein beschriebene „*Lomatia gracilis*“ hat KLEBS (1910) nachgewiesen, daß sie, ebenso wie alle anderen von GIEBEL in der betreffenden Arbeit beschriebenen Insekten, im (wahrscheinlich ost-indischen) Kopal und nicht im Bernstein liegt. HANDLIRSCH (1921) hat das berücksichtigt und gibt zum Beispiel bei *Lomatia* (p. 265) nur noch an: „aus dem Kopal“. Im übrigen aber ist die Berichtigung von KLEBS wenig beachtet worden, und auch PARAMONOW (1939) führt *Lomatia gracilis* Giebel noch mit der Angabe „Europa (Balt. Bernstein)“ auf.

Der Typus dieser Art befindet sich jetzt unter der Nummer 4180 im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg. Er wurde mir von Herrn Dr. G. AUMANN freundlicherweise zur Untersuchung zur Verfügung gestellt. Es besteht keinerlei Zweifel darüber, daß er im Kopal und nicht im Bernstein liegt. Er gehört auch auf keinen Fall in die Gattung *Lomatia* (Abb. 1, 2). Nach der Bestimmungstabelle von HESSE (1956) kommt auch nicht die *Lomatia*-Gruppe, sondern nur die *Aphoebantus-Petrorossia*-Gruppe (l. c., p. 20) der Lomatiinae und in dieser wiederum nur die Gattung *Petrorossia* in Frage. Wahrscheinlich ist *gracilis* mit einer rezenten Art dieser äthiopisch-orientalischen Gattung identisch. Das könnte aber nur von einem Kenner der Bombyliidae entschieden werden. Hier ist nur die Feststellung wichtig, daß *Lomatia gracilis* Giebel aus dem Verzeichnis der im Bernstein vertretenen Bombyliidae zu streichen ist.

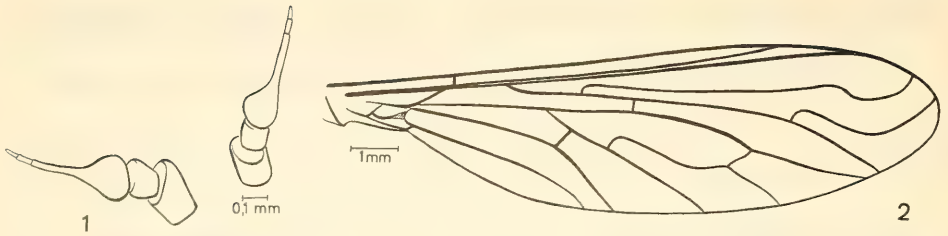


Abb. 1—2. Fühler (1) und Flügel (2) des Holotypus von „*Lomatia*“ *gracilis* Giebel aus dem Kopal.

So bleibt von den bei PARAMONOW (1939) aus dem Bernstein angeführten Arten nur „*Corsomyza crassirostris*“ (siehe S. 7 unter *Paracorsomyza crassirostris*) übrig. Es ist aber noch eine zweite Art, *Palaeoamictus spinosus* Meunier, aus dem Bernstein beschrieben, die PARAMONOW (1939) versehentlich aus dem „Miocän“ anführt. Der Typus dieser Art ist leider verschollen (siehe dazu S. 8), und nach der Beschreibung allein läßt sich die Art nicht deuten. Drei weitere Arten sind im folgenden aus der Königsberger Bernsteinsammlung und aus dem Zoologischen Museum der Universität Kopenhagen beschrieben. Von keiner dieser Arten läßt sich wahrscheinlich machen, daß sie mit *Palaeoamictus spinosus* identisch ist. Im ganzen sind also aus dem Bernstein jetzt 5 Arten aus der Familie Bombyliidae bekannt.

Leider ist das System der umfangreichen „Familie“ Bombyliidae, zu der mehr als 3000 rezente Arten (3330 Arten nach ROHDENDORF 1964) gehören, ganz unzureichend durchgearbeitet, so daß aus der Literatur kaum Klarheit über die monophyletischen Teilgruppen und ihre phylogenetischen Beziehungen zu gewinnen ist. Aus der Tatsache, daß mindestens *Paracorsomyza crassirostris* und ganz besonders auch *Proglabellula electrica* zu relativ untergeordneten, sicher monophyletischen Teilgruppen der Bombyliidae gehören, geht mit Sicherheit hervor, daß ihrem Alter nach die „Familie“ Bombyliidae nicht mit den „Familien“ der Säugetiere und der Acalyptratae (siehe HENNIG 1965 b) zu vergleichen ist. Eher dürfte sie der „Familie“ Muscidae (siehe Hennig 1965 a) entsprechen.

Einen Anfang zur Aufteilung der Bombyliidae in mehrere Familien (die er in einer Überfamilie „Bombyliidea“ zusammenfaßt) hat ROHDENDORF (1964) gemacht. Von den 4 Familien, die er unterscheidet, dürften die Cyrtosiidae und Systropodidae sicher monophyletische Gruppen sein, die im Vergleich mit den Gruppen der Säugetiere und der Acalyptratae wahrscheinlich auch Familienrang verdienen. Da aber die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppen und der „Usiidae“ (deren Umgrenzung aus der Arbeit ROHDENDORFS nicht ersichtlich ist) zu den „Bombyliidae“ (im Sinne ROHDENDORFS) nicht genauer bekannt sind, besteht der dringende Verdacht, daß nach dem Ausscheiden der Systropodidae und Cyrtosiidae (sowie der problematischen Usiidae) die Bombyliidae sensu ROHDENDORF als paraphyletische, nur durch Sympleisiomorphie zusammengehaltene Gruppe übrigbleiben. Darüber im einzelnen zu spekulieren, hat aber wenig Sinn, solange die Bombyliidae sensu lat. (Bombyliidea sensu ROHDENDORF) nicht genauer durchgearbeitet sind, als das zur Zeit der Fall ist.

Was die tiergeographischen Beziehungen der Bernsteinfossilien anbelangt, so gehört *Proglabellula* in eine Verwandtschaftsgruppe, die auch heute noch in der paläarktischen Region vertreten ist (Genauerer siehe S. 13 und S. 15). Die *Corsomyza*-Gruppe dagegen ist heute mit etwa 40 Arten auf Südafrika beschränkt (Abb. 3). Die Verwandtschaftsbeziehungen der anderen Arten sind unsicher. *Paracorsomyza crassirostris* ist daher auch heute noch die vom tiergeographischen Standpunkte aus gesehen interessanteste der 5 aus dem Bernstein bekannten Bombyliidae.

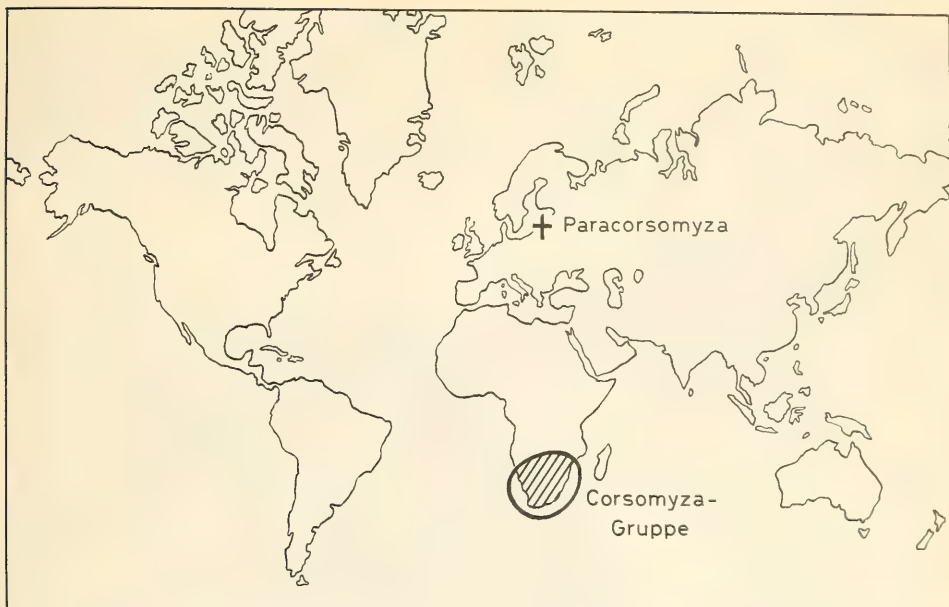


Abb. 3. Geographische Verbreitung der *Corsomyza*-Gruppe.

### 1. *Corsomyza*-Gruppe (?Unterfamilie Bombyliinae)

LOEW (1850) hat als einzige Bombyliide, die ihm aus dem Bernstein bekannt war, *Corsomyza*<sup>1</sup> *crassirostris* angeführt. Über diese Art gibt er nur an: „Die fossile *Corsomyza crassirostris* weicht in nichts wesentlichem von den jetzt lebenden Arten, welche ich gesehen habe, ab.“

Im British Museum, London, und im Paläontologischen Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin, befindet sich je ein Exemplar, das als „Original“ von *Corsomyza crassirostris* Loew bezeichnet ist, und beide Exemplare gehören wohl tatsächlich mit Sicherheit zu dem Material, das LOEW (1850) vorgelegen hatte (siehe auch S. 7).

MEUNIER hat die Typen LOEWS nicht gesehen, beschrieb aber (1910) unter dem Namen „*Corsomyza crassirostris* Loew“ das einzige Exemplar einer Bombyliide aus dem Bernstein, das ihm damals bekannt war. Dieses Exemplar, das MEUNIER aus der Sammlung KLEBS bekommen hatte, befindet sich noch heute in der Königsberger Bernsteinsammlung (siehe S. 9). Es stimmt, wie schon aus der Beschreibung MEUNIERS zu entnehmen war, nicht mit den beiden „Originalen“ von *Corsomyza crassirostris* überein. Es ist im folgenden (S. 9) unter dem Namen *Amictites regiomontana* beschrieben. Das bedarf einer gewissen Rechtfertigung: Da der Name *Corsomyza crassirostris* bei LOEW (1850) nur als nomen nudum auftritt, ist die erste Beschreibung „dieser“ Art diejenige von MEUNIER (1910). Da aber die Deutung MEUNIERS in klarem Widerspruch zu der Angabe von LOEW über die Zugehörigkeit seiner Art zur Gattung *Corsomyza* steht, mit der MEUNIERS Exemplar nichts zu tun hat, und da MEUNIER keine neue Art zu beschreiben beabsichtigte, kann MEUNIERS Beschreibung nur als Fehldeutung der Art LOEWS angesehen werden, aus der keinerlei nomenklatorische Folgerungen zu ziehen sind.

<sup>1</sup> NEAVE (Nomenclator zoologicus, London 1939) führt übrigens an: „*Corsomyia* (pro -myza Wiedemann 1820) LOEW 1850, U. d. Bernstein (Programm Meseritz) 40“. Das ist ein Irrtum, denn LOEW hat an der angegebenen Stelle die Schreibweise = „*Corsomyia*“ nicht gebraucht. Er nennt die Gattung überall deutlich „*Corsomyza*“.



LOEW hat die Art *crassirostris* in die rezente Gattung *Corsomyza* eingeordnet. Diese Gattung wurde bis in die neuere Zeit in die vorwiegend paläarktische „Unterfamilie Usiinae“ gestellt, in der sie auch bei PARAMONOW (1939) noch auftritt. HESSE (1938) hat dagegen nachgewiesen, daß die „*Corsomyza*-Gruppe“ sich in wesentlichen Merkmalen von den eigentlichen Usiinae unterscheidet. Er stellt sie provisorisch in die „Unterfamilie Bombyliinae“, meint aber wahrscheinlich mit Recht, daß sie wohl als eigene Unterfamilie zu gelten habe, über deren phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen damit freilich nichts gesagt ist.

Auf jeden Fall kann die *Corsomyza*-Gruppe im Sinne von HESSE wohl sicher als monophyletische Gruppe gelten, deren Verbreitungsgebiet heute auf Südafrika beschränkt ist (Abb. 3). An der Zugehörigkeit der mir vorliegenden Exemplare von „*Corsomyza crassirostris* Loew“ zu dieser Gruppe besteht kein Zweifel, und an der wichtigen Tatsache, daß die Bernsteinfossilien zu einer heute nur noch in Südafrika verbreiteten Gruppe gehören, hat sich somit seit LOEW (1850) nichts geändert.

HESSE (1938) unterscheidet in dieser etwa 40 rezente Arten umfassenden Gruppe 5 Gattungen. Damit ergibt sich die Frage, ob die aus dem Bernstein beschriebene Art wirklich in die rezente Gattung *Corsomyza* oder etwa in die Stammgruppe der gesamten *Corsomyza*-Gruppe gehört, aus der die rezenten Gattungen erst nach der Bernsteinzeit hervorgegangen sind. Diese Frage läßt sich zur Zeit nicht beantworten. Da die Bernsteinfossilien sich aber in einigen, wenn auch geringfügigen Merkmalen von allen rezenten Gattungen zu unterscheiden scheinen (soweit man das ohne umfangreiches Vergleichsmaterial sagen kann), stelle ich sie in eine besondere Gattung: *Paracorsomyza*; denn es läßt sich nicht wahrscheinlich machen, daß *Paracorsomyza crassirostris* mit den rezenten Arten der Gattung *Corsomyza* phylogenetisch näher verwandt ist als mit den anderen rezenten Gattungen der *Corsomyza*-Gruppe.

### *Paracorsomyza novum genus*

Von den Gattungen *Callynthrophora* und *Gnumyia* (zusammen 5 Arten) unterscheidet sich *Paracorsomyza* (ebenso wie die übrigen 3 rezenten Gattungen) durch den längeren Rüssel, die nicht durch eine angeschwollene Facialregion nach unten verschobene „Mundöffnung“ und das lange, nicht verdickte 1. Fühlerglied.

Abweichend von *Megapalpus* und *Hyperusia* (zusammen 8 Arten) ist der Verlauf der inneren Augenränder, die beim ♀ nicht subparallel sind, sondern nach vorn deutlich divergieren wie bei *Corsomyza*. Von beiden Gattungen (besonders aber von *Megapalpus*) unterscheidet sich *Paracorsomyza* außerdem durch die kurzen Palpen und von *Hyperusia* durch das längere 1. und das gleichmäßig bandförmige 3. Fühlerglied sowie die höher über dem Mundrande eingelenkten Fühler.

Ein Vergleich mit der artenreichsten Gattung *Corsomyza* (24 Arten), von der ich aber nur die Beschreibung von HESSE und 1 ♂♀ von *C. simplex* Wied. kenne, das mir MR. ADRIAN C. PONT, London, freundlicherweise zur Verfügung stellte, ergibt folgende Übereinstimmungen und Unterschiede:

Das 3. Fühlerglied (Abb. 5, 6) ist lang und bandförmig, in der Distalhälfte nirgends breiter als an der Basis. Auf der Mitte der Innenseite ist eine deutliche Längsfurche vorhanden, die aber im Basaldrittel fehlt. Die Länge des stabförmigen 1. Fühlergliedes übertrifft etwas die Breite des Augenabstandes am Scheitel. Die Fühler stehen verhältnismäßig hoch über dem „Mundrande“. In allen diesen Merkmalen unterscheidet sich *Paracorsomyza* nicht deutlich von der rezenten Gattung *Corsomyza*, wohl aber von *C. simplex* Wied. (Abb. 7). Anscheinend ist aber bei *Corsomyza* der Rüssel stets länger als bei *Paracorsomyza*. Auch relativ kurze Rüssel überragen nach HESSE bei der rezenten Gattung stets die Fühler. Bei *Paracorsomyza* dagegen dürfte der Rüssel nur etwa die Mitte des nach vorn gestreckten 3. Fühlergliedes erreichen. Die Palpen sind bei *Corsomyza* nach HESSE immer verhältnismäßig lang und überragen stets den büstenartigen

Haarsaum der „Mundöffnung“. Bei *Paracorsomyza* sind die Palpen dagegen sehr kurz. Bei dem mir vorliegenden Exemplar aus Berlin ist nur auf der linken Seite die Spitze des Palpus innerhalb der großen „Mundöffnung“ zu erkennen. Flügel (Abb. 10) ohne Basalkamm und wie bei den meisten rezenten Arten der *Corsomyza*-Gruppe mit nur 2 Submarginalzellen, d. h. die queradrigte Verbindung zwischen  $r_{2+3}$  und  $r_4$  fehlt.

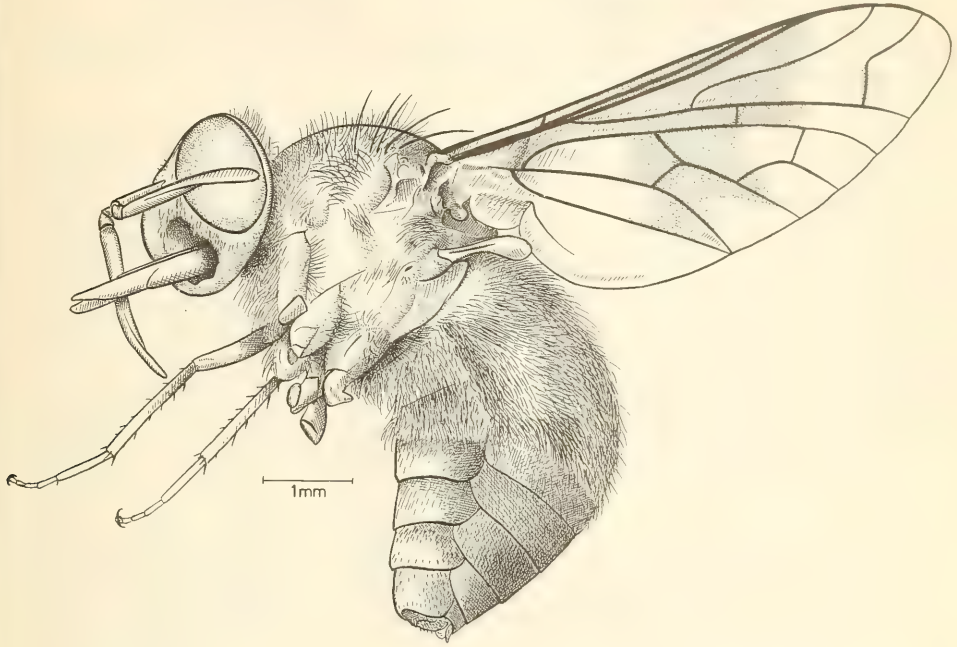


Abb. 4. Habitus von *Paracorsomyza crassirostris* (Loew) n. sp. (Holotypus aus dem Paläontolog. Institut und Museum der Humboldt-Universität Berlin).

Die  $rm$ -Querader ( $ta$ ) steht nur wenig hinter der Mitte der Diskoidalzelle, während die nach HESSE bei *Corsomyza* immer weit hinter der Mitte dieser Zelle liegt (vgl. auch Abb. 9). Costalzelle in der Mitte wenig verbreitert. Die Diskoidalzelle ist bei *Paracorsomyza* etwas kürzer als bei *C. simplex* (Abb. 9). Ihre untere Begrenzung zwischen  $m_3$  und  $m_4$  ist bei *Paracorsomyza* einfach bogenförmig, bei *C. simplex* dagegen leicht s-förmig. Auch die 2. Submarginalzelle ( $R_4$ ) ist bei *Paracorsomyza* etwas kürzer und an der Basis etwas breiter als bei *simplex*, weil  $r_4$  steiler nach oben verläuft. Der Radialsektor entspringt bei *Paracorsomyza* näher an der Flügelwurzel als bei *C. simplex*. Dagegen entspringt  $r_{2+3}$  bei *Paracorsomyza* weiter distal als bei *C. simplex*.

Die Mündungen von  $cu_{1b}$  und  $1a$  liegen sehr dicht nebeneinander. Die (bei *Corsomyza simplex* geschlossene) Analzelle ist bei *Paracorsomyza* also sehr schmal, aber doch deutlich offen. Das Analfeld ist bei *Paracorsomyza* ein wenig breiter als bei *C. simplex*. Offenbar ist die ganze Distalhälfte des Flügels bei *Paracorsomyza* etwas weniger gestreckt und verschmälert als bei *C. simplex*. Dadurch wirkt der Flügel von *Paracorsomyza* im ganzen etwas breiter. Ob sich *Paracorsomyza* in allen diesen Merkmalen von allen rezenten Arten der Gattung *Corsomyza* unterscheidet, ist mir unbekannt. Alula bei *Paracorsomyza* gut entwickelt, lappenförmig. Bei *Corsomyza* ist sie dagegen nach HESSE stark reduziert, niemals breit oder lappenförmig. In diesem Merkmal stimmt *Paracorsomyza* anscheinend besser mit *Hyperusia* überein. Ein Unterschied gegenüber

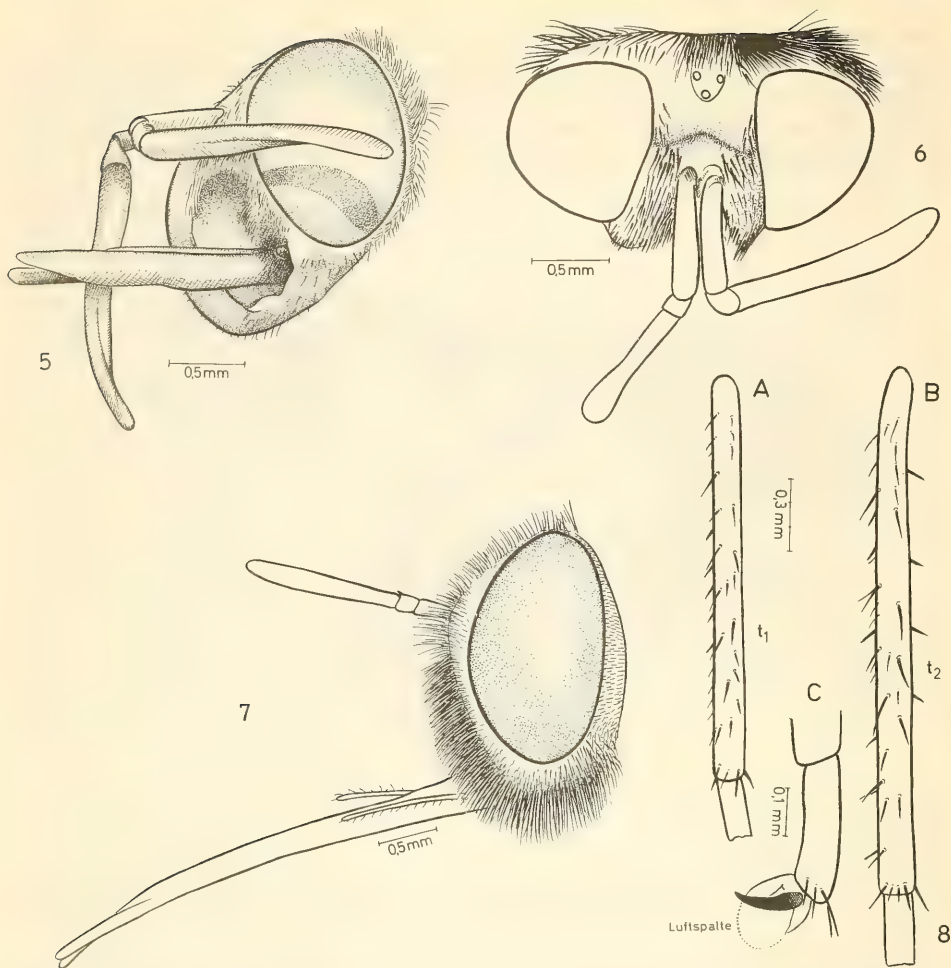


Abb. 5—8. Kopf von *Paracorsomyza crassirostris* (Loew) n. sp. (5, 6: Holotypus) und von *Corsomyza simplex* Wied. (7: ♀, rezent). Vorder- (8 A:  $t_1$ ) und Mittelschiene (8 B:  $t_2$ ) sowie Endglied der Vordertarsen (8 C) von *Paracorsomyza crassirostris* (Loew) n. sp. (Holotypus). Die beiden Schienen ( $t_1$  und  $t_2$ ) sind perspektivisch verkürzt, da sie von der Oberfläche des Bernsteinblocks nach innen ziehen. Das gilt besonders für die Vorderschiene ( $t_1$ ). Die Abbildungen können daher nur die Beborstung, nicht aber die Länge der Schienen zeigen.

allen rezenten Arten der *Corsomyza*-Gruppe besteht vielleicht auch in der Flügelzeichnung. Nach HESSE sind bei den rezenten Arten die Flügel mehr oder weniger gleichmäßig gelblich bis rötlich braun getönt und nur vorn und im Basalabschnitt dunkler. Bei *Paracorsomyza* ist dagegen in der Mitte des Flügels eine deutliche querbindenartige Zeichnung vorhanden (Abb. 10).

Von den Beinen sind bei dem Exemplar aus Berlin nur die Vorder- und Mittelbeine der rechten Körperseite erhalten. Behaarung ist auf der Unterseite der Schenkel nicht zu erkennen. Es ist aber leicht möglich, daß sie verlorengegangen ist, zumal die Beine ganz von einer weißgrauen Schicht überzogen sind. Auf jeden Fall dürften, wie bei den rezenten Gattungen der *Corsomyza*-Gruppe auf der Unterseite keine Dornen vorhanden gewesen sein. Auf beiden Schienen sind mehrere Dornenreihen, aber keine Haare vorhanden. Die Bedornung der Beine ist bei *Paracorsomyza* reichlicher als bei *C. simplex*:



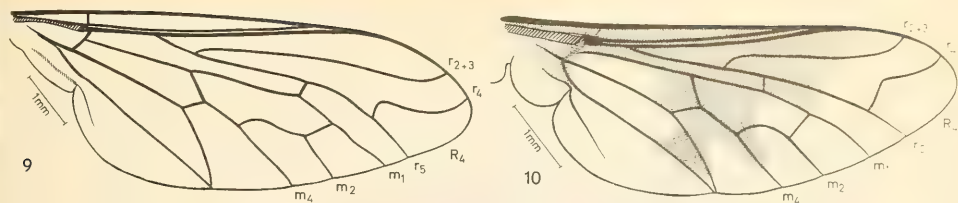


Abb. 9—10. Flügel von *Corsomyza simplex* Wied. (9: rezent, Südafrika) und *Paracorsomyza crassirostris* (Loew) n. sp. (10: Holotypus).

Während bei dieser Art an den Vorder- ( $t_1$ ) und Mittelschienen ( $t_2$ ) nur je eine posteroventrale Dornenreihe und an der  $t_2$  wenige Posterodorsaldornen vorhanden sind, sind bei *Paracorsomyza* außer den posteroventralen Reihen auch dicht besetzte postero-dorsale und anterodorsale Dornenreihen und an der  $t_2$  dazu noch einige Anteroventraldornen vorhanden. Letztes Tarsenglied am Ende oberseits mit 3 längeren Haarborsten wie bei den rezenten Arten. In der Ausbildung der Pulvillen und des Empodiums dürfte sich *Paracorsomyza* auch nicht von den rezenten Arten unterscheiden. Über die Behaarung der  $p_3$  bei dem Londoner Exemplar siehe unten. Die Behaarung des Körpers (namentlich der Haarsaum am Rande der Mundöffnung, die Behaarung an den Backen und die Haarbüschel der Pleuren) scheinen bei *Paracorsomyza* kürzer und spärlicher zu sein als bei den Weibchen von *C. simplex*. Das mag aber mindestens zum Teil auch darauf beruhen, daß die Behaarung bei der Einbettung im Bernstein verlorengegangen ist.

Species typica: Die nachstehend genannte Art.

***Paracorsomyza crassirostris* (LOEW) n. sp. (Abb. 3—10)**

1850 LOEW, Programm Realschule Meseritz (1850), p. 40: *Corsomyza*; nomen nudum.

Bekannt gewordenes Material:

1 ♀ Palaeontologisches Institut der Humboldt-Universität Berlin: Holotypus.

1 ? British Museum (Dept. of Palaeontology), London, Nr. In. 22118.

Beide Exemplare stammen aus der Sammlung BERENDT („Dr. B.“). Das an erster Stelle angeführte trägt (in LOEWS Handschrift?) die Angaben: „Bombyliidae, *Corsomyza* sp. 1, *crassirostris*, Original, Dr. B. N. B. alte Abbildung, Taf. I, Fig. 14“. Die Abbildung scheint für das geplante Bernstein-Werk von BERENDT vorgesehen gewesen, aber nie veröffentlicht worden zu sein. Das 2. Exemplar (British Museum) hat (in LOEWS Handschrift?) die Angaben: „*Corsomyza crassirostris*, Dr. B., 1stes Fühlergl. scheinb. dicker und kürzer“ und auf einem 2. Zettel: „Dr. H. LOEW Coll. Purch'd F. A. B. LORD July 1922“.

Es wäre reiner Formalismus, bei den Bernstein-Einschlüssen entscheiden zu wollen, was „Art-“ und was „Gattungsmerkmale“ sind.

Die Merkmale des Berliner Exemplares sind bereits oben unter „*Paracorsomyza*“ beschrieben.

Das Londoner Exemplar ist im ganzen weniger gut erhalten als das Berliner, aber die Beine sind vollständiger. Es fehlen nur Tibia und Tarsus des linken  $p_3$  und die Distalhälften der Mittel- und Hintertarsen der rechten Körperseite. Danach läßt sich bestätigen, daß auf der Unterseite der Schenkel weder Dornen noch Haare vorhanden sind. Der Hinterschenkel trägt allerdings auf der Ventralhälfte der Vorderseite einige verhältnismäßig kräftige Borsten. Diese bilden aber keine eigentliche Reihe von Anteroventralborsten. Es sind vielmehr in der Distalhälfte 3 Borstenpaare und in der Proximalhälfte 3 Einzelborsten. Sie stehen alle mehr auf der Vorderseite des Schenkels (wenn auch in der Ventralhälfte) als in der Anteroventrallinie. Die Länge kommt auch bei den längsten dieser Borsten noch nicht ganz der halben Schenkeldicke gleich. An den Hinterschienen sind vollständige Reihen von Anteroventral-, Anterodorsal- und Posterodorsalborsten zu erkennen. Ob auch Posteroventralborsten vorhanden sind, ist wegen der Lage der Hinterschiene nicht zu erkennen.

## 2. Gattungsgruppe *Palaeoamictus*, *Amictites*, *Glaesamictus* (? Unterfamilie Cylleniinae)

Es will mir scheinen, daß die 3 genannten Gattungen eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden, und daß sie jedenfalls keine Beziehungen zu verschiedenen rezenten Gattungsgruppen der Bombyliidae haben. Das ist allerdings nicht mehr als eine Vermutung, die sich ebenso gut als falsch erweisen kann. Die beiden Gattungen *Amictites* und *Glaesamictus* sollten nach der Bestimmungstabelle von HENDEL (1936/37) entweder zu den Bombyliinae oder zu den Cylleniinae gehören. Leider sind die Cylleniinae eine ziemlich problematische Gruppe. Sie zeichnen sich nach HENDEL dadurch aus, daß der „Hinterkopf beiderseits gepolstert, am Halsansatz ausgehöhlt“ ist. Das ist sicherlich ein abgeleitetes Merkmal, das auch für die „Tomophthalmae“ charakteristisch ist. HESSE (1938, 1956) stellt die Cylleniinae daher, abweichend von anderen Autoren, in diese „Division“ der Bombyliidae, gibt aber gleichzeitig an, daß er die paläarktischen Gattungen nicht kenne und die afrikanischen von jenen, nach den Beschreibungen zu urteilen, stark abweichen. Von der Gattung *Amictus*, die nach HENDEL zu den Cylleniinae gehört, vermutet HESSE, daß sie in die *Gonarthrus*-Gruppe der Bombyliinae, die aber BEZZI wiederum in die Unterfamilie Phthiriinae gestellt hatte, gehört.

Bei so großer Unsicherheit in der Beurteilung der rezenten Gattungen kann man nicht erwarten, daß die Verwandtschaftsbeziehungen von Fossilien heute schon angegeben werden können.

Der Hinterkopf ist nur bei *Glaesamictus* deutlich zu erkennen. Hier ist hinter dem Ozellenhöcker nur eine flache Rinne vorhanden (Abb. 18). Das kann aber recht gut als Vorstufe des Zustandes angesehen werden, der bei den rezenten Cylleniinae (einschließlich *Amictus*) vorliegt: eine Vertiefung der Rinne und eine stärkere Aufwölbung der Seitenteile des Hinterkopfes könnte von *Glaesamictus* zu den rezenten Formen geführt haben. Diese Möglichkeit zu einer formalen Ableitung beweist aber noch nicht tatsächliche Verwandtschaft. Als abgeleitetes Merkmal, das die 3 fossilen Gattungen anscheinend mit *Amictus* und anderen rezenten „Cylleniinae“ teilen, kann vielleicht die schwach ausgebildete (wohl reduzierte) Alula angesehen werden. Bei *Glaesamictus* (und, nach MEUNIERs Abbildung zu urteilen, bei *Palaeoamictus*) stimmt auch die schmale Flügelbasis (der flach gerundete Axillarlappen) gut mit den rezenten Gattungen überein. Bei *Amictites* ist es dagegen vor allem die Ausbildung des Untergesichtes, die an die rezente Gattung *Amictus* erinnert. Auch der Habitus, die Länge des Abdomens und die Fühlerbildung sprechen nicht gegen die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit dieser Gattung und ihren rezenten Verwandten.

Solange jedoch kein gut begründetes phylogenetisches System der rezenten Bombyliidae vorliegt, beruhen alle Annahmen — das sei noch einmal ausdrücklich betont — über die Verwandtschaftsbeziehungen der Fossilien auf mehr oder weniger unzureichend begründeten Vermutungen. Es bleibt daher nichts übrig, als sie möglichst genau zu beschreiben, in der Hoffnung, daß diese Beschreibungen und dadurch angeregte Neuuntersuchungen der Typen später die Möglichkeit eröffnen werden, genauer anzugeben, zu welchen monophyletischen Teilgruppen der Bombyliidae die Bernsteinformen gehören.

### *Palaeoamictus spinosus* Meunier

1916 MEUNIER, Tijdschr. Ent. 59, p. 276, Fig. 1—3: Flügel, Fühler, Endglied des Hintertarsus.

Der Typus, der aus der „ancienne collection STANTIEN et BECKER“ stammte und zu der Zeit als MEUNIER ihn beschrieb, dem „Musée de l'ambre de Königsberg“ gehörte, ist verschollen. Da MEUNIER die Art während des ersten Weltkrieges beschrieb, ist er wahrscheinlich wie vieles andere Bernsteinmaterial schon damals verlorengegangen und niemals nach Königsberg zurückgelangt.

Von PARAMONOW (1939) wurde die Art, wie schon erwähnt, versehentlich aus dem „Miocän“ angeführt.

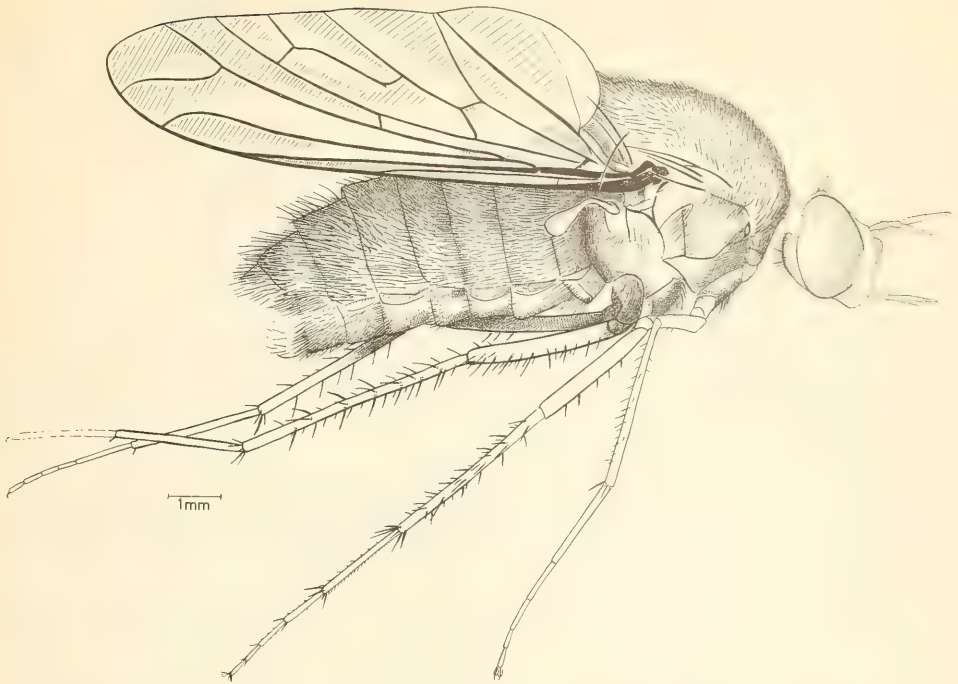


Abb. 11. Habitus von *Amictites regiomontana* n. sp. (Holotypus).

*Amictites regiomontana* novum genus, nova spec. (Abb. 11—16).

1910 MEUNIER, Bull. Soc. Ent. France, p. 349—350, Fig. 1—2: Flügel, Vordertarsus; als „*Corsomyza crassirostris* Loew“.

Holotypus: 1 Exemplar (Geschlecht?) in der Königsberger Bernsteinsammlung (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Göttingen) mit der handschriftlichen (wahrscheinlich von MEUNIER stammenden) Angabe „*Corsomyza crassirostris* (Loew) Meun., Königsberg 1905“ (Jahreszahl schlecht lesbar, möglicherweise „1915“).

Der Holotypus ist sehr wahrscheinlich das Exemplar, das MEUNIER (1910) unter dem Namen „*Corsomyza crassirostris*“ Loew“ beschrieben und abgebildet hat. MEUNIERs Angabe „5 mm“ für die Flügellänge ist sicher ein Druckfehler für „9 mm“. Das geht aus der Vergrößerungsangabe unter der Abbildung hervor. Auch wäre eine Flügellänge von nur 5 mm bei einem Tier von 11 mm Körperlänge (die MEUNIER angibt) ganz ungewöhnlich.

Der Kopf des einzigen vorliegenden Tieres ist stark beschädigt (Abb. 12, 13). Die linke Hälfte fehlt zum größten Teil, und auf der rechten Seite sind der vordere und hintere Augenrand streckenweise eingerissen und eingerollt. Es besteht aber kein Grund zu der Annahme, daß der Hinterrand den für die „Tomophthalmae“ charakteristischen Einschnitt besaß. Die Augenränder sind einander in der Stirnmitte stark genähert, sind aber fast um die Breite des vorderen (einzigen erkennbaren) Ocellus voneinander getrennt. Der obere Hinterkopf ist nicht deutlich zu erkennen, so daß nicht festgestellt werden kann, ob die für die rezenten Cylleniinae charakteristische, vom Ozellenhöcker ausgehende tiefe Rinne vorhanden ist oder nicht. Die Wangen sind breit; der Vorderrand des Untergesichtes fällt nahezu senkrecht ab, während der Mundrand bei den mir bekannten Arten der Gattung *Amictus* deutlich zurückgezogen ist. Spuren irgendwelcher Behaarung sind vor der Fühlerwurzel nicht vorhanden, weder auf den Wangen noch auf dem Gesicht. Für das 2. Fühlerglied hatte MEUNIER (1910) angegeben „court, arrondi“.



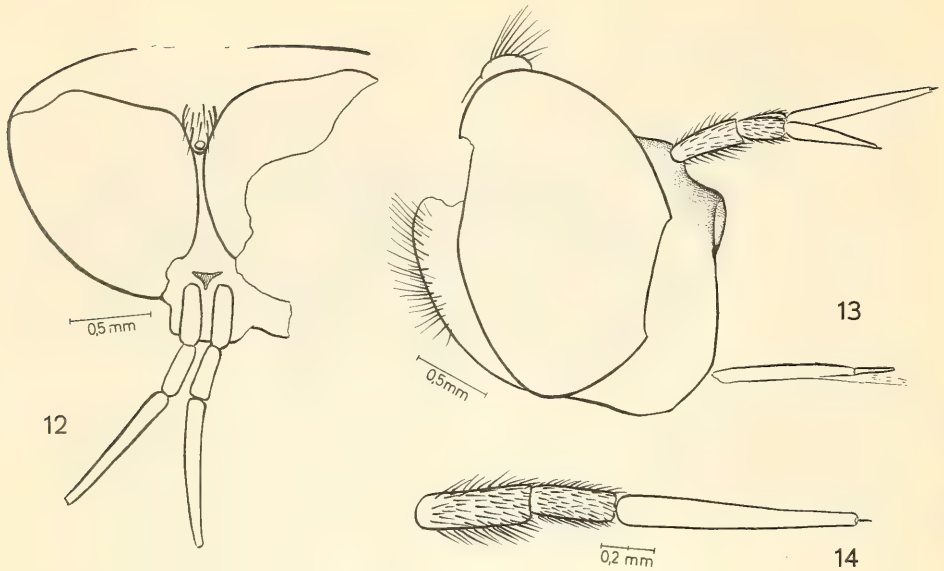


Abb. 12—14. Kopf (12, 13) und Fühler (14) von *Amictites regimontana* n. sp. (Holotypus).

Bringt man die Fühler jedoch in genaue Seitenlage oder betrachtet man sie von oben, dann zeigt sich, daß das 2. Fühlerglied zwar deutlich, aber nicht sehr viel kürzer ist als das 1. und abgerundet kann man es auch nicht nennen. Im Verhältnis zum 1. Fühlergliede ist das 2. bei *Amictites* jedenfalls deutlich länger als bei *Amictus* und *Eclimus*. Das 3. Fühlerglied ist etwas „pfriemenförmig“. Für das auch mir vorliegende Exemplar gab MEUNIER (1910) an, das 3. Fühlerglied besitze keine Endborste. Eine solche scheint aber vorhanden zu sein, ist jedoch auf beiden Körperseiten nicht vollkommen deutlich zu erkennen.

Der Rüssel ist nach MEUNIER etwas länger als der Kopf. Das ist wahrscheinlich übertrieben. Bei dem vorliegenden Tier hat der erhaltene Rest des Rüssels keinen Zusammenhang mit dem Kopfe. Er dürfte auf jeden Fall kürzer gewesen sein als bei den rezenten Gattungen *Amictus* und *Eclimus*. Palpen sind nicht zu erkennen.

Thorax in der Form nicht wesentlich verschieden von *Amictus*. Das Mesonotum ist verhältnismäßig kurz und dicht behaart. Länger ist die Behaarung nur vor dem Scutellum. Macrochaeten (als dc und acr wie bei *Amictus*) sind nicht vorhanden. Lange und kräftige Borsten sind nur in der Notopleuralregion und über der Flügelwurzel entwickelt (Abb. 11). Die Pleuren sind stärker behaart als bei *Amictus*. Allerdings ist die Behaarung wegen ihres schlechten Erhaltungszustandes nicht überall leicht zu erkennen. Völlig frei von Behaarung scheinen nur Ptero- und Metapleura, also die gesamte obere Pleuralregion zwischen dem Hinterrande der Mesopleura und der Halterenwurzel, zu sein. Der bei *Amictus* fehlende metapleurale Haarbüschel vor der Halterenwurzel ist also auch bei *Amictites* nicht vorhanden. Dagegen ist unter den Halteren, unmittelbar hinter den Metathorakalstigma ein Büschel nach unten gerichteter Haare vorhanden, der bei *Amictus* und *Eclimus* fehlt. Auf der oberen Hälfte der Mesopleura sind verhältnismäßig lange, nach oben gerichtete Haare vorhanden, wie bei *Amictus*. Die übrige Behaarung der Mesopleura ist kürzer und nach unten gerichtet, aber nirgends schuppenartig wie bei *Amictus*. Überhaupt sind nirgends am Körper von *Amictites* schuppenartige Haare vorhanden.

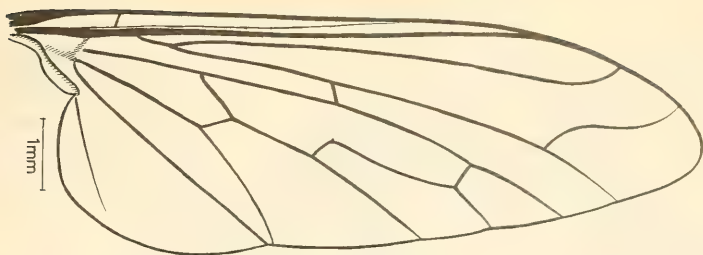


Abb. 15. Flügel von *Amictites regiomontana* n. sp. (Holotypus).

Über das Flügelgeäder gibt Abb. 15 Aufschluß. Nur die Subcosta und ihre Mündung in die Costa ist nicht hinreichend deutlich erkennbar. Die Alula ist sehr schmal wie bei *Amictus* und anderen rezenten Cylleninae. Abweichend von all diesen rezenten Gattungen ist aber der sehr breite Axillarlappen von *Amictites*. Bei den rezenten Gattungen ist er sehr schmal.

Das Abdomen ist verhältnismäßig lang. Die dichte Behaarung ist auf den vorderen Segmenten kürzer und feiner, anliegend, auf den hinteren Segmenten länger, gröber und mehr abstehend. Leider ist das Ende des Abdomens durch Fremdkörper verdeckt. Mit Sicherheit ist zu erkennen, daß Macrochaeten an den Hinterrändern der Tergite fehlen. Dadurch unterscheidet sich *Amictites* von allen rezenten Arten der Gattung *Amictus*, nicht aber von *Eclimus*.

Die Beine sind lang und kräftig beborstet (Abb. 11). An den  $f_1$  sind allerdings nur 2 ziemlich kurze und schwarze Anteroventralborsten im Distaldrittel erkennbar. Die  $f_2$  tragen eine vollständige Reihe ziemlich kräftiger Anteroventralborsten. Auf den  $f_3$  ist je eine vollständige Reihe kräftiger und ziemlich langer Anteroventral- und etwas kürzerer Posteroventralborsten vorhanden. Es ist möglich, daß Posteroventralborsten auch auf den  $f_2$  vorhanden, wegen der ungünstigen Lage des Schenkels aber nicht zu erkennen sind.  $t_1$  mit je einer vollständigen Reihe von ad- und pd-Borsten.  $t_2$  und  $t_3$  mit vollständigen Reihen von ad, pd, av und pv; an den  $t_3$  sind diese Borsten besonders lang und kräftig. Enddornen sind an den  $t_1$  nur auf der Dorsalseite, an den  $t_2$  und  $t_3$  als vollständige Dornenkränze entwickelt. Mittel- und Hintertarsen sind auf der Unterseite ziemlich kräftig bedornt; die einzelnen Glieder besitzen ziemlich lange Apikaldornen.

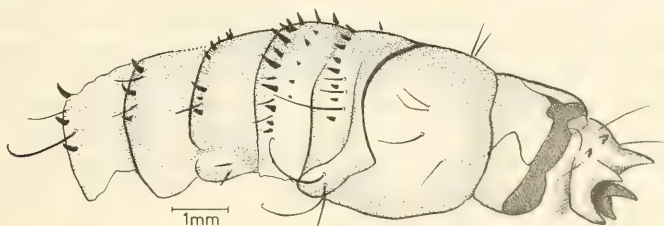


Abb. 16. Unvollständige Puppenhaut von *Amictites regiomontana* n. sp.

Neben dem von mir (und schon von MEUNIER 1910) beschriebenen Exemplar liegt eine unvollständige Puppenhaut (Abb. 16), aus der das Tier wahrscheinlich geschlüpft ist. Leider sind weder Larven noch Puppen der rezenten Cylleninae bisher beschrieben worden; über ihre Lebensweise ist nichts bekannt. Es ist nicht völlig ausgeschlossen, daß auch eine Untersuchung der Puppenmerkmale später einmal zur Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen beitragen kann, wobei auch an die Möglichkeit gedacht werden muß, daß noch Merkmale vorhanden sind, die in Abb. 16 nicht gezeichnet sind, weil ihre Bedeutung nicht erkannt wurde.

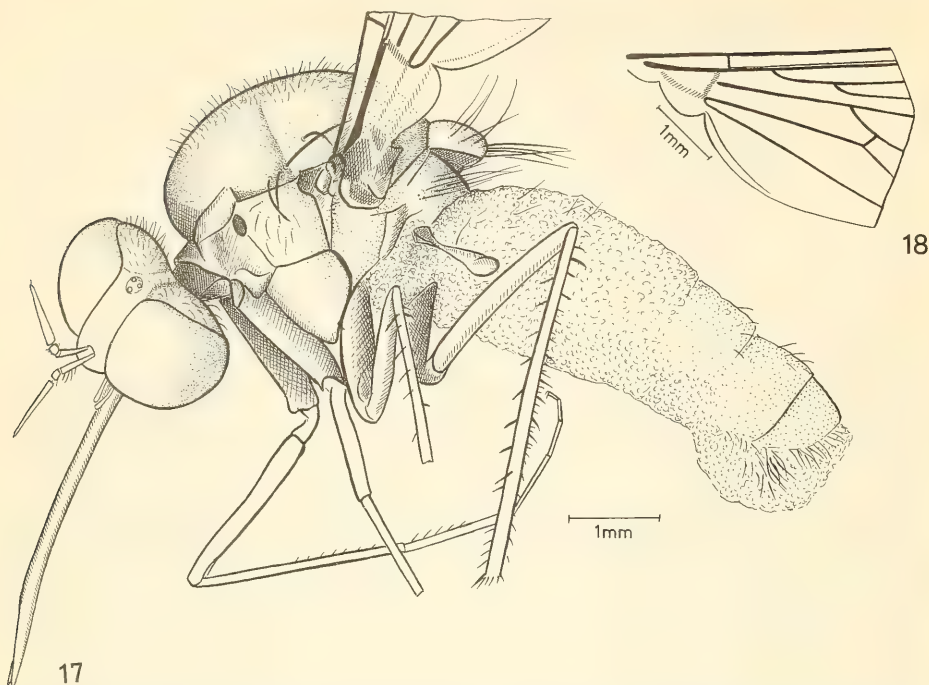


Abb. 17—18. Habitus (17) und Flügelbasis (18) von *Glaesamictus hafniensis* n. sp. (Holotypus). Der Flügelstumpf ist in Abb. 17 etwas kürzer gezeichnet als er wirklich ist.

*Glaesamictus hafniensis* novum genus, nova spec. (Abb. 17—20)

Holotypus: 1 Exemplar (Geschlecht?) mit der Angabe „Th. Hansen, Mon, 16.1.1961“ in Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen.

Der Kopf ist ausgezeichnet erhalten (Abb. 19, 20). Die Augen sind rundlich, ohne Spur eines Einschnittes am Hinterrande. Die Stirn ist viel breiter als bei *Amictites*: oben etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so breit wie der Ozellenhöcker, nach vorn etwas verbreitert. Hinterkopf in der Mitte mit einer flachen, vom Ozellenhöcker ausgehenden Rinne. Die Seitenteile des Hinterkopfes sind nur schwach gewölbt. Die Wangen sind im Gegensatz zu *Amictites* sehr schmal. Ein Büschel nach unten gerichteter Haare ist nur am oberen Ende des Untergesichtes vorhanden. Längere Behaarung am unteren und untersten Seitenrande der „Mundöffnung“. Fühler dicht nebeneinander stehend. Das 1. Fühlerglied ist verlängert, das 2. nicht länger als breit, also deutlich länger als bei *Amictites*, das 3. aber lang und pfriemenförmig wie bei dieser Gattung. Am Ende ist eine sehr feine Borste vorhanden. Palpen kurz, aber deutlich. Die Zahl ihrer Glieder ist nicht zu erkennen. Der Rüssel ist viel länger als der Kopf.

Thorax (Abb. 17) im ganzen nicht wesentlich von dem der Gattung *Amictites* verschieden. Wie bei dieser sind am Seitenrande (zwischen Flügelwurzel und Schulter) einige lange und kräftige Borsten vorhanden. Im übrigen fehlen Macrochaeten auf dem Thoraxrücken. Nur am Rande des Scutellums sind längere Borsten vorhanden. Mesopleura behaart, doch ist von der ursprünglichen Behaarung wahrscheinlich nur wenig erhalten. Auf der Sternopleura ist keine Behaarung zu erkennen. Sicher nackt sind Sterno- und Metapleura. Auch unter den Halteren sind, zum Unterschiede von *Amictites*, keine Haare zu erkennen. Dagegen ist an den Seiten des Metanotums, über den Halteren jederseits eine Gruppe langer Haare vorhanden. Dadurch unterscheidet sich *Glaesamictus* nicht nur von *Amictus*, sondern soviel mir bekannt ist, von allen rezenten Cylleniinae.



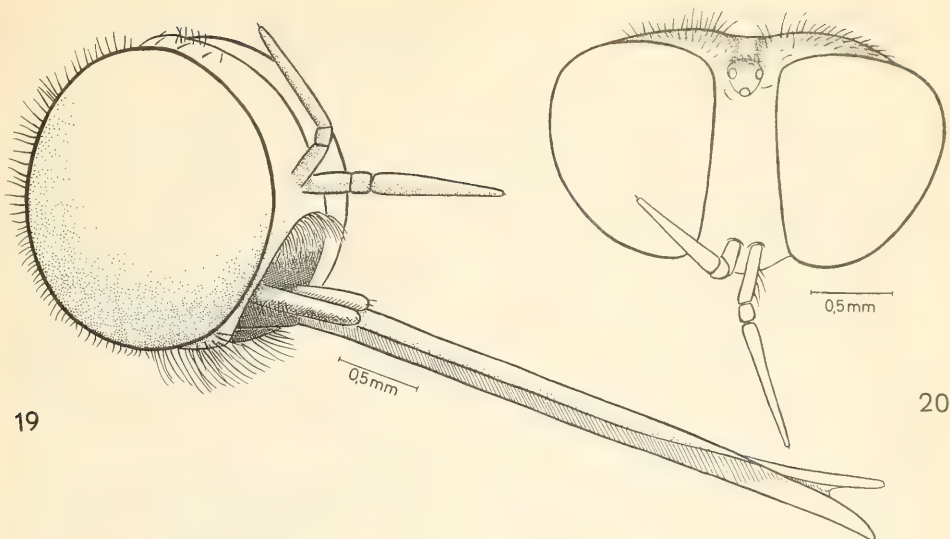


Abb. 19—20. Kopf von *Glaesamictus hafniensis* n. sp. (Holotypus).

Von beiden Flügeln ist leider nur die Basis erhalten (Abb. 18), so daß sich nicht einmal feststellen läßt, ob die Analzelle offen oder geschlossen war. Deutlich zu erkennen sind die schmale, gleichmäßig abgerundete Alula und der schmale Axillarlappen. Der Flügel dürfte im ganzen also eine ähnliche Form gehabt haben wie bei der rezenten Gattung *Amictus*.

Das Abdomen (Abb. 17) ist ziemlich lang und wahrscheinlich an der Basis nicht so breit wie der Thorax. Leider ist es fast vollständig von einer Schmutz- und Luftschicht bedeckt. Es ist aber zu erkennen, daß an den Rändern der Tergite ebensowenig längere Borsten (Macrochaeten) vorhanden waren wie bei *Amictites*. Nur an den Rändern des letzten Tergites sind etwas längere, aber ziemlich schwache Haare vorhanden.

An den Schenkeln ist zum Unterschiede von *Amictites* nirgends eine Spur von Dornen oder Borsten vorhanden. Dagegen sind die Schienen deutlich bedornt. An den Vorderschienen sind allerdings nur in der Distalhälfte auf der Unter-(Innen-)seite sehr feine Dörnchen vorhanden. Mittel- und Hinterschienen tragen dagegen einige Borstenreihen (vgl. Abb. 17), die aber nicht so zahlreich und nicht so kräftig sind wie bei *Amictites*. Die Behaarung des ganzen Körpers war zweifellos kurz (wie auf dem Mesonotum noch erkennbar). Schuppen sind nirgends erkennbar.

Körperlänge etwa 9—10 mm.

### 3. Unterfamilie Cyrtosiinae

Die Cyrtosiinae, zu denen die nachstehend aus dem Baltischen Bernstein beschriebene Art gehört, sind zweifellos als monophyletische Teilgruppe der Bombyliidae anzusehen. ROHDENDORF (1964) spricht ihr, wahrscheinlich mit Recht, den Rang einer besonderen Familie im Rahmen seiner „Überfamilie Bombyliidae“ zu. Aber die Frage des Ranges dieser Gruppen (siehe dazu oben S. 2) ist hier zunächst unwichtig.

Die Bedeutung des Bernsteinfundes wird zur Zeit noch durch unsere unzureichende Kenntnis der rezenten Arten dieser Gruppe eingeschränkt. In allen Arbeiten, die sich mit ihr beschäftigen, wird festgestellt, daß die sehr kleinen, streng anthophilen Arten sicherlich oft übersehen werden. Wir haben deshalb sowohl von der Zahl der rezenten Arten wie von ihrer Verbreitung bisher sicherlich nur sehr unvollkommene Vorstellungen.

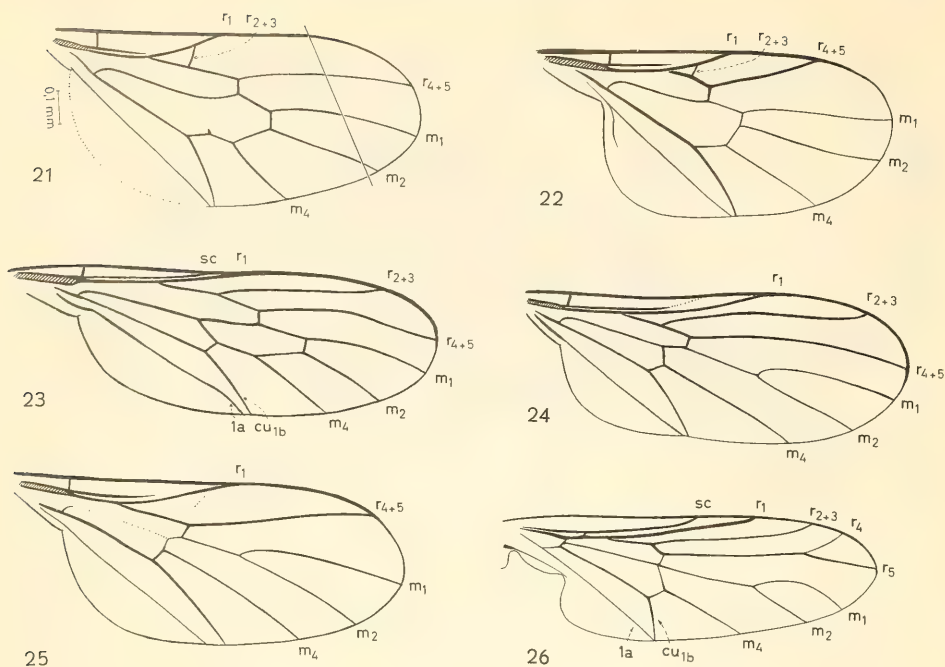


Abb. 21—26. Flügel von *Proglabellula electrica* n. sp. (21), *Glabellula nobilis palaestinensis* Engel (22), *Platypygus chrysanthemi* Loew (23), *Cyrtosia cognata* Engel (24), *Empidideicus hungaricus* Thalh. (25) und *Hilarimorpha singularis* Egg. (26). Die Zeichnung von *Proglabellula* (Abb. 21) ist nach dem linken Flügel angefertigt, aber die bei diesem fehlende Spitze wurde nach dem rechten Flügel ergänzt.

Die Auswertung der nachstehend unter dem Namen *Proglabellula electrica* aus dem Bernstein beschriebenen Art für die Bestimmung des Alters der Cyrtosiinae und ihrer Teilgruppen setzt die Beantwortung der Frage voraus, wieviele monophyletische Teilgruppen sich bei den Cyrtosiinae unterscheiden lassen und zu welcher von diesen *Proglabellula* gehört. MELANDER (1946) unterscheidet 2 Teilgruppen, die er als Unterfamilien bezeichnet, die im folgenden zunächst aber nur als Tribus unterschieden werden sollen, damit ihre gemeinsame Zugehörigkeit zu der monophyletischen Gesamtgruppe Cyrtosiinae deutlich zum Ausdruck kommt.

### 1. Mythicomyiini (= Glabellulini)

Eine sichere Begründung für die Monophylie dieser Gruppe gibt es bisher nicht. Da aber „das fast völlige Verschwinden des Pronotums“ nach ENGEL (1932—1937) ein abgeleitetes Merkmal ist, das die beiden im Flügelgeäder stark verschiedenen Gattungen *Glabellula* und *Empidideicus* miteinander teilen, ergibt sich vielleicht die Möglichkeit, mit Hilfe dieses Merkmales die Monophylie dieser Gruppe zu begründen. Es wäre notwendig, das Merkmal bei allen Gattungen zu untersuchen.

Charakteristisch für diese Gattungsgruppe (Abb. 21, 22, 25) ist weiterhin, daß  $r_{2+3}$  in  $r_1$  mündet oder völlig fehlt. Man darf das völlige Verschwinden von  $r_{2+3}$  wohl als abgeleiteten Zustand ansehen, der unmittelbar aus dem vorher bezeichneten hervorgegangen ist. Das ist um so wahrscheinlicher, als bei denjenigen Gattungen, bei denen  $r_{2+3}$  noch vorhanden ist und wie eine Querader  $r_1$  mit dem Radialsektor verbindet (Abb. 21, 22), diese Ader oft schon sehr schwach ausgebildet ist, während bei den Gattungen, bei denen sie fehlt, ihre Stelle noch durch eine Falte bezeichnet wird (Abb. 25). Für den Grundplan der Gruppe wäre also die Einmündung von  $r_{2+3}$  in  $r_1$  anzunehmen.

Vielleicht lassen sich bei den *Mythicomyiini* wiederum 2 monophyletische Teilgruppen unterscheiden:

### 1a. *Mythicomyia-Glabellula*-Gruppe

Das ursprünglichste Flügelgeäder besitzt die Gattung *Mythicomyia*. Bisher sind etwa 9 Arten aus den südwestlichen Vereinigten Staaten (CRESSON 1915) und 1 Art aus Montevideo (EDWARDS 1930) bekannt geworden. Aber MELANDER (1946, p. 452) schreibt: "In the Southwestern States there appears to be almost an endless number of species of *Mythicomyia* ..." und auch in Südamerika dürften noch zahlreiche bisher unbekannte Arten vorhanden sein.

Eine Begründung für die Monophylie der Gattung *Mythicomyia* gibt es bisher nicht, wenn man nicht das geschlossene neuweltliche Verbreitungsgebiet als solche gelten lassen will. CURRAN (1934, p. 192, Fig. 25) bildet bei *Mythicomyia* zwar eine geschlossene Analzelle ab. Aber in seiner Bestimmungstabelle führt er die Gattung ebenso wie *Glabellula* unter den Gattungen mit offener Analzelle an, und auch MELANDER erwähnt nichts von einer geschlossenen Analzelle.

Die Gattung *Glabellula* (= *Pachyneres*) unterscheidet sich von *Mythicomyia* durch das Fehlen des 1. Abschnittes von  $m_{3+4}$  (nach meiner Deutung von 1954): Die Diskoidalzelle ist infolgedessen nicht von der 2. Basalzelle getrennt (Abb. 22). Durch dieses abgeleitete Merkmal, das sonst bei den Cyrtosiinae nirgends auftritt, ist *Glabellula* als monophyletische Gruppe gut begründet. Es sind Arten beschrieben worden aus Europa (4—5 Arten), Nordamerika (6 Arten: MELANDER 1950) und Australien (*G. australis* Malloch 1924).

### *Proglabellula novum genus*

*Proglabellula* aus dem Bernstein stimmt mit *Glabellula*, und nur mit dieser Gattung, darin überein, daß die Diskoidalzelle mit der 2. Basalzelle verschmolzen ist (Abb. 21). Allerdings ist bei *Proglabellula* zum Unterschiede von *Glabellula* noch ein kurzer Stumpf der trennenden Ader (1. Abschnitt von  $m_{3+4}$ , siehe oben) vorhanden. Von den rezenten Gattungen kann daher nur *Glabellula*, aber weder *Mythicomyia* noch irgendeine andere Gattung von *Proglabellula* abgeleitet werden. Die sonstigen Unterschiede zwischen *Proglabellula* und *Glabellula* sind, soweit erkennbar, geringfügig: Der Flügel ist bei *Proglabellula* wesentlich weniger kurz und breit. Die vereinigte 2. Basal- und Diskoidalzelle länger,  $m_4$  infolgedessen kürzer als bei *Glabellula*. Vor allem aber ist die untere Begrenzung dieser Zelle, zwischen  $m_4$  und  $cu_{1b}$  bei *Proglabellula* länger und an der Stelle, an der sie den Aderstumpf trägt, geknickt. Die Mündung von  $r_{4+5}$  liegt viel näher an der Flügelspitze, während sie bei *Glabellula* stark basalwärts verschoben ist. Dasselbe gilt für  $r_{2+3}$ , die bei *Glabellula* in deutlich größerem Abstände von der Mündung von  $r_1$  in diese Ader mündet als bei *Proglabellula*. Alle diese Merkmale hängen zweifellos mit der starken Verkürzung des Flügels zusammen, die bei *Glabellula*, aber noch nicht bei *Proglabellula*, zu beobachten ist. Es scheint auch, daß bei *Glabellula*  $r_1$  und der Radialsektor stärker verdickt sind als bei *Proglabellula*, bei der keine Stärkenunterschiede zwischen diesen und den weiter hinten im Flügel gelegenen Adern zu bemerken sind.

Mir stand zum Vergleich allerdings nur eine rezente Art der Gattung *Glabellula* (*G. nobilis palaestinensis* Engel) zur Verfügung. Es steht daher noch nicht fest, ob die bezeichneten Unterschiede wirklich für alle Arten der Gattung gelten. Bei der Seltenheit, mit der diese Arten in den Sammlungen vertreten sind, ist es aber nicht möglich, den Vergleich genauer durchzuführen. Dazu kommt, daß zur Zeit wahrscheinlich nur erst ein Bruchteil der tatsächlich existierenden rezenten Arten beschrieben ist.

Da, soweit unter diesen Umständen ein Vergleich überhaupt gestattet sein kann, *Proglabellula* in allen Merkmalen ursprünglicher ist als *Glabellula*, scheint die Annahme



berechtigt, daß die fossile Gattung in die Stammgruppe der rezenten gehört: Es ist unwahrscheinlich, daß *Proglabellula* mit einigen rezenten Arten der Gattung *Glabellula* näher verwandt ist als mit anderen.

Bemerkenswert dürfte es sein, daß *Glabellula* als einzige Gattung der Cyrtosiinae in Europa nicht auf den Süden beschränkt ist. Zwar sind die meisten Arten auch dieser Gattung, wie alle übrigen Cyrtosiinae, bisher nur in der mediterranen Subregion gefunden worden. Aber *Glabellula arctica* Zett. kommt in Nordeuropa (Skandinavien) vor, und *unicolor* Strobl (aus den Alpen) ist nach ENGEL (1932—1937) vielleicht nur eine alpine „Varietät“ der demnach im ganzen wohl boreoalpin verbreiteten *G. arctica*.

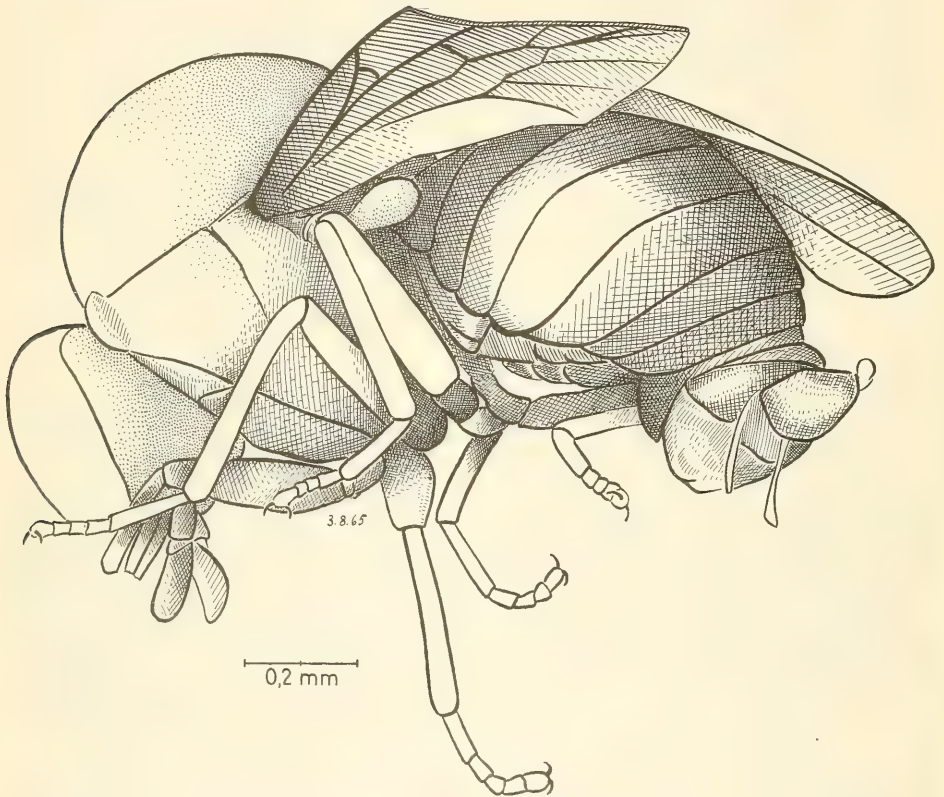


Abb. 27. Habitus von *Proglabellula electrica* n. sp. (Holotypus).

*Proglabellula electrica* nova spec. (Abb. 21, 27)

Holotypus: 1 ♂ mit der Angabe „Th. Hansen, Mon“ in Universitetets Zoolog. Museum, Kopenhagen.

Der Holotypus ist nicht sehr gut erhalten. Er liegt in einem sehr kleinen Bernsteinstück. Teile des Kopfes mit den Fühlern und Teilen des Rüssels, der Tarsus des linken Vorderbeines und die Spitze des linken Flügels fehlen. Ein System von Luftspalten schließt sich an den Körper an und macht einzelne Teile schwer erkennbar. Der ganze Körper ist tief schwarz, so daß Einzelheiten kaum erkennbar sind; nur die Tarsen sind gelblich. Die charakteristischen Merkmale sind oben in der Gattungsbeschreibung angegeben.

### 1b. *Empidideicus*-Gruppe

Zu den Mythicomyiini stellt MELANDER (1946) auch die Gattungen *Empidideicus*, *Cyrtoides*, *Doliopteryx* und *Anomaloptilus*. *Anomaloptilus* (1 Art in Südafrika) ist die einzige Gattung in dieser Gruppe, bei der eine geschlossene Diskoidalzelle erhalten ist. Bei allen anderen fehlt die hintere Querader (tp), so daß die Diskoidalzelle hier mit der 3. Hinterrandzelle verschmolzen ist (Abb. 25). Andererseits ist *Doliopteryx* (2 Arten in Südafrika) die einzige Gattung, bei der  $r_{2+3}$  erhalten ist und wie bei *Mythicomyia*, *Proglabellula* und *Glabbellula* in  $r_1$  mündet. Bei dieser Gattung ist aber wie bei den meisten anderen (außer *Anomaloptilus*) die Diskoidalzelle mit der 3. Hinterrandzelle verschmolzen.

Bisher gibt es kein allen Gattungen gemeinsames abgeleitetes Merkmal, mit dessen Hilfe die Monophylie der *Empidideicus*-Gruppe begründet werden könnte. Es ist aber deutlich, daß in der ganzen Gruppe die Tendenz zur Rückbildung von  $r_{2+3}$  und der hinteren Querader (tp) besteht. Die wenigen Arten, bei denen die eine oder die andere Ader noch vorhanden ist, sind auf Südafrika beschränkt. Das ist vielleicht ein Hinweis darauf, daß sich die Entstehung und Entwicklung dieser Gruppe in der Alten Welt vollzogen hat, während die *Mythicomyia*-Gruppe sich in Nordamerika entwickelte. Nach Nordamerika wäre die *Empidideicus*-Gruppe erst in jüngerer Zeit mit einigen Arten der relativ abgeleiteten Gattung *Empidideicus* vorgedrungen, während die *Mythicomyia*-Gruppe wahrscheinlich aus Nordamerika nach der Alten Welt gekommen ist. Das muß aber, wie der Fund von *Proglabellula* zeigt, schon im Alttertiär geschehen sein.

Von den in dieser Gruppe unterschiedenen Gattungen sind die in der einen oder anderen Hinsicht ursprünglichen Gattungen *Anomaloptilus* (tp erhalten; 1 Art) und *Doliopteryx* ( $r_{2+3}$  erhalten; 2 Arten) in Südafrika endemisch, während die abgeleitete (sowohl  $r_{2+3}$  wie tp fehlend) Gattung *Empidideicus* (in die *Cyrtoides* wohl eingeschlossen werden muß) weiter verbreitet ist: 2 Arten in Südafrika, 1 Art auf den Kapverdischen Inseln, 4 Arten in der mediterranen Subregion der Paläarktis (eine davon nordwärts bis Ungarn) und 4 Arten in Nordamerika (Californien—Arizona).

Da auch die *Empidideicus*-Gruppe von *Proglabellula* unmöglich abgeleitet werden kann, muß sie zur Bernsteinzeit ebenfalls als selbständige Gruppe bereits existiert haben.

### 2. *Cyrtosiini*

In diese Gruppe stellt MELANDER die Gattungen *Cyrtomorpha* (2 Arten: Tasmanien, Australien; nach ROBERTS 1929 nur durch den kürzeren Rüssel von *Cyrtosia* verschieden), *Ceratolaemus* (1 Art: Südafrika; nach BOWDEN 1965 gehört diese Art aber in die *nitens*-Gruppe der Gattung *Cyrtosia*), *Onchopelma* (2 Arten: Südafrika), *Cyrtosia* (etwa 26 Arten in der mediterranen Subregion der Paläarktis, weitere Arten nach BOWDEN 1965 wahrscheinlich in Zentralasien; *C. parvissima* Roberts 1929: Australien; *C. ornatifrons* Séguéy 1932: Madagaskar) und *Platypygus* (einschließlich *Cyrtisiopsis*: 9 Arten in der mediterranen Subregion der Paläarktis; 1 Art in Kalifornien).

Bisher sind noch keine Merkmale gefunden worden, mit deren Hilfe die *Cyrtosiini* als monophyletische Gruppe begründet werden könnten. Das von MELANDER (1946) angegebene diagnostische Merkmal (normale Ausbildung von  $r_{2+3}$ , die nicht wie bei den *Mythicomyiini* in  $r_1$ , sondern frei in die Costa mündet) ist, weil plesiomorph, dafür nicht brauchbar. Im Fehlen der hinteren Querader (tp) besitzt die Mehrzahl der Gattungen zwar ein abgeleitetes Merkmal (Abb. 24). Aber bei *Platypygus* (einschließlich *Cyrtisiopsis*) ist diese Querader vorhanden, die Diskoidalzelle daher geschlossen (Abb. 23). Bis jetzt ist daher nicht bewiesen, daß *Platypygus* mit den übrigen *Cyrtosiini* wirklich näher verwandt ist als mit den *Mythicomyiini*. Es wäre durchaus möglich, daß *Platypygus* als Schwestergruppe aller übrigen *Cyrtosiinae* anzusehen ist.

Im Fehlen der hinteren Querader (tp) stimmen die meisten Cyrtosiini (außer *Platypygus*) zwar mit den meisten Gattungen der *Empidideicus*-Gruppe (außer *Anomaloptilus*) überein. Ein Vergleich mit der Entwicklung von  $r_{2+3}$  zeigt aber, daß die Übereinstimmung auf Konvergenz beruhen muß: Bei der *Empidideicus*-Gruppe (Abb. 25) ist offenbar der Verlust der tp erst eingetreten, nachdem  $r_{2+3}$  bereits verkürzt war und in  $r_1$  mündete, während bei den Cyrtosiini tp verloren ging,  $r_{2+3}$  aber in ihrem ursprünglichen Verlaufe erhalten blieb (Abb. 24).

EDWARDS (1928) hält es für wahrscheinlich, daß auch die Gattung *Hilarimorpha*, die früher teils zu den Rhagionidae, teils zu den Empididae gerechnet oder als Vertreter einer eigenen Familie in die Nähe einer dieser beiden Familien gestellt wurde, zu den Cyrtosiinae gehört. Bei ihr ist aber im Gegensatz zu allen anderen Arten dieser Gruppe  $r_{4+5}$  noch gegabelt (Abb. 26). Andererseits besitzt sie im Fehlen der tp ein abgeleitetes Merkmal, und auch die Analzelle, die bei allen anderen Cyrtosiinae offen ist, scheint bei *Hilarimorpha* am Flügelrande geschlossen zu sein. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung sind daher sehr schwer zu beurteilen.

MEUNIER (1902) hat unter den Rhagionidae des Baltischen Bernsteins auch eine Gattung *Palaeohilaromorpha* (mit der einzigen Art *bifurcata*) beschrieben, deren Name schon auf die rezente Gattung hinweist. Aus der Untersuchung des Typus scheint mir, wie schon aus der Beschreibung und Abbildung MEUNIERS, aber hervorzugehen, daß *Palaeohilaromorpha* wirklich zu den Rhagionidae gehört und mit der rezenten Gattung *Hilarimorpha* nicht näher verwandt ist.

Die Unsicherheit, die über die Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Gattungen der Cyrtosiinae zur Zeit noch besteht, macht es unmöglich, die Frage, wieviele Teilgruppen der Cyrtosiinae zur Bernsteinzeit bereits als selbständige Gruppen existiert haben müssen, genau zu beantworten. Es ist aber wahrscheinlich, daß es mindestens 4 (*Glbellula* bzw. deren Stammgruppe: *Proglbellula*; *Mythicomylia*, *Empidideicus*-Gruppe, Cyrtosiini) gewesen sind.

Diese Zahl ist eher zu niedrig als zu hoch gegriffen: Man darf vermuten, daß mindestens die Cyrtosiini damals bereits ebenfalls in Teilgruppen aufgespalten waren. Diese Annahme könnte entscheidend gestützt werden, wenn der Nachweis gelänge, daß *Cyrtomorpha* zu einer der älteren Faunenschichten Australiens gehört. Für die Beantwortung fehlen aber zur Zeit noch die Voraussetzungen. Da die Entwicklung des Flügelgeädters bei den Cyrtosiinae augenscheinlich zu mancherlei Konvergenzen geführt hat, wäre die genauere morphologische Untersuchung anderer Organe dringend notwendig.

Auf jeden Fall aber dürfte sicher sein, daß, ihrem Alter nach, mehrere Teilgruppen der Cyrtosiinae den „Unterfamilien der Acalyptratae“ entsprechen und die Gesamtgruppe daher einer der älteren „Familien“ der Acalyptratae gleichzusetzen ist (vgl. HENNIG 1965 b). Wenn die Annahme richtig ist, daß die zur Zeit etwa 80 bekannten Arten nur einen Bruchteil der tatsächlich existierenden rezenten Arten der Cyrtosiinae darstellen (siehe dazu S. 13), dann würde diese Gruppe auch ihrer Artenzahl nach etwa einer durchschnittlichen „Familie“ der Acalyptratae entsprechen.

Von diesem Standpunkte aus muß man ROHDENDORF (1964) durchaus recht geben, wenn er die „Cyrtosiidae“ als Familie ansieht. Im übrigen dürfte es auch einem Anhänger der typologischen Systematik schwer werden, nachzuweisen, daß die morphologische Divergenz zwischen den „Cyrtosiinae“ und anderen Teilgruppen der Bombyliidae geringer ist als diejenige, die zwischen verschiedenen „Familien“ der Acalyptratae besteht.

Über die Lebensweise der Cyrtosiinae ist bisher kaum etwas bekannt. *Glbellula crassicornis* Greene wurde in Nordamerika aus faulendem Holz gezogen. Wahrscheinlich lebten die Larven dort räuberisch oder als Parasiten von anderen Insekten. Diese Lebensweise würde den Fund von *Proglbellula* im Bernstein gut erklären.



Zur Ergänzung des Verzeichnisses der fossilen Bombyliidae bei PARAMONOW (1939) sei noch auf die folgenden seither beschriebenen Arten hingewiesen:

*Geron figuratus* Théobald (1937, Mém. Soc. Sci. Nancy 1937, p. 287 — Oligocän, Camoins-les-Bains, bei Marseille)

*Exoprosopa romani* Théobald (1937, Mém. Soc. Sci. Nancy 1937, p. 350 — Oligocän, Aix-en-Provence)

*Praecytherea sardii* Théobald (1937, Bull. Soc. Sci. Nancy 1937, no. 6, p. 168 — Oligocän, Aix-en-Provence)

*Usia atra* Statz (1940, Palaeontographica 91 A, p. 131 — Oberoligocän, Rott im Siebengebirge)

*Spongostylum* spec. Statz (1940, Palaeontographica 91 A, p. 131 — Oberoligocän, Rott im Siebengebirge).

Für die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Bernstein-Einschlüsse, für rezentem Vergleichsmaterial und bibliographische Auskünfte schulde ich Dank den Herren Dr. G. AUMANN (Naturwissenschaftl. Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg), Mr. R. BAKER (Dept. of Palaeontology, British Museum, Nat. Hist., London), Dr. H. JAEGER (Geolog.-Palaeontolog. Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin), Dr. Sv. G. LARSSON (Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen), Dr. G. MORGE (Deutsches Entomolog. Institut, Eberswalde bei Berlin), Mr. ADRIAN C. PONT (Dept. of Entomology, British Museum, Nat. Hist., London), Professor Dr. O. H. WALLISER und Dr. J. REMANE (Geolog.-Palaeontolog. Institut der Universität, Göttingen).

### Literaturverzeichnis

- BOWDEN, J.: Diptera from Nepal, Bombyliidae. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomology 17, p. 203—208, 1965.
- CRESSON, E. T.: Some North American Diptera from the Southwest. III. A Revision of the Species of the Genus *Mythicomyia*. — Ent. News 26, p. 448—456, 1915.
- CURRAN, C. H.: The Families and Genera of North American Diptera. New York 1934.
- EDWARDS, F. W.: The family position of *Pachyneres*. — Entomologist 61, p. 208, 1928.
- Bombyliidae in: Diptera Patag. S. Chile 5, p. 162—179, 1930.
- ENGEL, E. O.: Bombyliidae in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region, Bd. IV, 3. Stuttgart 1932—1937.
- GIEBEL, C.: Wirbelthier und Insektenreste im Bernstein. — Zeitschr. ges. Naturwiss. 20, p. 311—321, 1862.
- HANDLIRSCH, A.: Die fossilen Insekten. Leipzig 1908.
- Kapitel 7. Palaeontologie in CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie III. Jena 1920—1921 (Bombyliidae, p. 265, 1921).
- HENDEL, FR.: Diptera = Fliegen in: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, Liefg. 8—11, 1936—1937.
- HENNIG, W.: Flügelgeäder und System der Dipteren. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388, 1954.
- Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 141, p. 1—99, 1965 a.
- Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — Stuttgarter Beitr. Naturkunde Nr. 145, p. 1—215, 1965 b.
- HESSE, A. J.: A Revision of the Bombyliidae of Southern Africa I—III. — Ann. S. Afr. Mus. 34, p. 1—1053, 1938, und l. c. 35, p. 1—972, 1956.
- KLEBS, R.: Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schriften physik.-ökon. Gesellschaft Königsberg 51, p. 217—242, 1910.
- LOEW, H.: Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — Programm Realschule Meseritz (1850), 44 pp., 1850.
- MELANDER, A. L.: *Apolysis*, *Oligodranes* and *Empidideicus* in America. — Ann. Ent. Soc. Amer. 39, p. 451—495, 1946.
- Taxonomic notes on some smaller Bombyliidae. — Pan-Pacific Entomologist 26, p. 139—156, 1950.
- MEUNIER, F.: Etudes de quelques diptères de l'ambre. — Ann. Sci. Nat. Zool. (Paris) (8) 16, p. 395—406, 1902.
- Un Bombyliidae de l'ambre de la Baltique. — Bull. Soc. Ent. France (1910), p. 349—350, 1910.
- Sur quelques diptères (Bombyliidae, Leptidae, Dolichopodidae, Conopidae et Chironomidae) de l'ambre de la Baltique. — Tijdschr. Ent. 59, p. 274—286, 1916.

- PARAMONOW, S. J.: Kritische Übersicht der gegenwärtigen und fossilen Bombyliiden-Gattungen der ganzen Welt. — Rep. Inst. Zool. Biol. Kiew 23 (1938), p. 23—50, 1939.
- ROBERTS, F. H. S.: A revision of Australian Bombyliidae III. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 54, p. 553—583, 1929.
- ROHDENDORF, B. B.: Istoritscheskoje razwitié dwukrylych nasjekomych. — Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk. SSSR 100, p. 1—311, Moskau 1964.
- SÉGUY, E.: Un *Cyrtosia* nouveau et synopsis des espèces méditerranéennes. — Revue franç. Ent. 16, p. 83—85, 1949.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

1. Dezember 1966

Nr. 167

## Quartärforschung

am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart\*

574.0643 Von Karl Dietrich Adam, Stuttgart

S 937 Mit 11 Abbildungen und 4 Tabellen im Text

Ende 1816, vor nunmehr 150 Jahren, kamen in der Lehmgrube am Seelberg zu Cannstatt bedeutsame Vorzeitfunde zutage. Trotz der Ungunst des Wetters besuchte König FRIEDRICH I.<sup>1</sup> die von ihm anbefohlene Grabung, und als auf engstem Raum ein Haufwerk von 12 Mammut-Stoßzähnen freigelegt werden konnte (Abb. 1), galt ihm solches als die größte Merkwürdigkeit seines Lebens; denn beim Zustandekommen dieser eigenartigen Ansammlung mußte dereinst der Mensch mitgewirkt haben, ein Mensch inmitten einer längst ausgestorbenen Tierwelt (Tab. 1). Dies war die auf Beobachtung gründende Meinung des Monarchen, der seinen Gelehrten eine genaue Untersuchung des Fundes als Vermächtnis auftrug, da er bereits vom Tode gezeichnet war. Doch die Zeit war noch nicht reif für diesen wahrhaft königlichen Gedanken, und so ging an Cannstatt der Ruhm vorüber, Stätte der Entdeckung des eiszeitlichen Menschen zu werden<sup>2</sup>. Erst später wurde es offenkundig, daß jener es war, der vor Jahrzehntausenden die Stoßzähne erlegter Mammute auf dem Seelberg zusammengetragen



Abb. 1. Mammut-Stoßzahngruppe in der Lehmgrube am Cannstatter Seelberg. Nach einer von G. F. JÄGER seinem 1839 abgeschlossenen Werk „Über die Fossilen Säugethiere“ beigefügten Zeichnung. Dem im Bilde festgehaltenen Freilegen des Fundes folgte das Überführen des Blockes ins Stuttgarter Naturalienkabinett, wo die Stoßzahngruppe bis zu ihrer Vernichtung im Jahre 1944 im Mittelpunkt der schwäbischen Mammut-Funde stand.

\* Herrn Regierungsdirektor Dr. FRITZ WEIDENBACH zu seinem 65. Geburtstag am 15. 8. 1966 gewidmet.





Abb. 2. Rentier-Jägerlager an der Schussenquelle während der Ausgrabung. Nach einer Bildbeigabe des 1866 von O. FRAAS vorgetragenen Berichtes „Über die neuesten Erfunde an der Schussenquelle bei Schussenried“. Die Männer stehen unmittelbar vor der Fundschicht, welche eiszeitlichen Kiesen im Liegenden und einem nach rechts einfallenden, lichten Kalktuffband im Hangenden zwischengelagert ist; der Graben endet an dem mit Gehölz bestandenen Innenrand der Würm-Endmoräne.

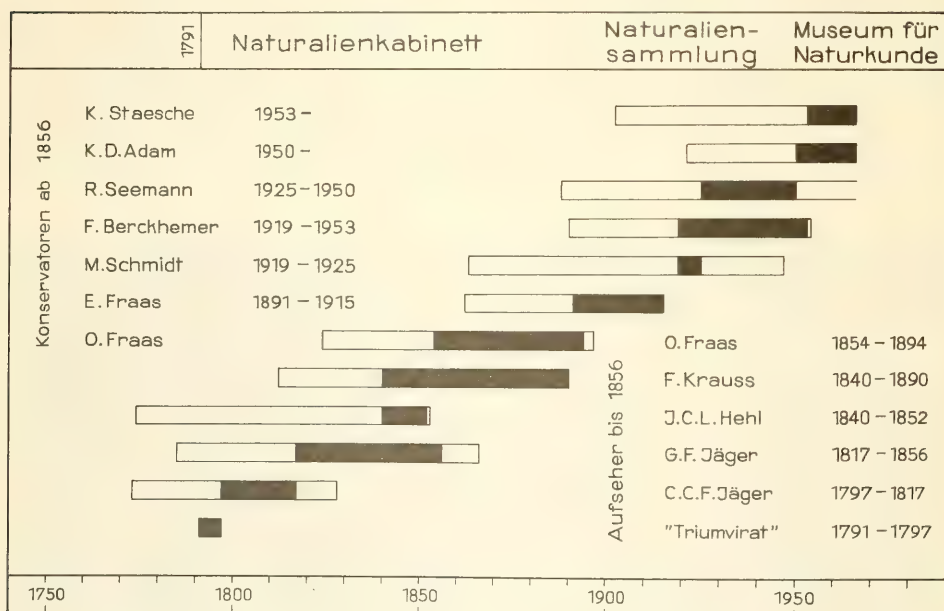


Abb. 3. Aufseher und Konservatoren der geologisch-paläontologischen Sammlungen während des 175-jährigen Bestehens des jetzigen Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart. Angegeben ist die jeweilige Amtszeit am Museum, dessen wechselvolle Geschichte die Abhandlungen von K. LAMPERT und M. RAUTHER — ergänzt durch K. STAESCHES Rückblick auf „Ein Jahrhundert Paläontologie in Württemberg“ — aufzeigen (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jg. 52, 1896, S. 363—416; Jg. 96, 1940, T. IV, S. 7—46; Jg. 113, 1958, S. 23—59).

hatte, sie dort den Unbilden der Witterung und vielleicht auch dem Zugriff fremder Sippen durch Eingraben entzog; im Dunkel der Zeiten aber wird das Schicksal verborgen bleiben, das dem Mammut-Jäger vom Seelberg die Nutzung seines Elfenbeinschatzes als Werkstoff für allerhand Gerät und früheste Kunst wehrte.



Abb. 4 (links). Unterkiefereckzahn vom Flußpferd (*Hippopotamus amphibius antiquus*) aus präglazialen Rheinkiesen (Grube E. Philipp 1964) bei Huttenheim. Länge des linken Eckzahns etwa 31,2 cm. (Vgl. K. D. ADAM: „Neue Flußpferd-Funde am Oberrhein.“ Jahreshefte des Geologischen Landesamtes Baden-Württemberg, Bd. 7, 1965, S. 621—631.)

Abb. 5 (rechts). Abwurfstange vom Reh (*Capreolus capreolus priscus*) aus präglazialen Neckarsanden (Grube A. Ingelfinger 1962) bei Großgartach. Länge des linken Abwurfs etwa 25,5 cm. (Vgl. A. BACH-OFEN-ECHT: „Das Vorkommen von *Capreolus* im Plistozän Württembergs.“ Palaeontologische Zeitschrift, Bd. 13, 1931, S. 238—251.)

Dieser Fund des Jahres 1816 ließ die Frage nach dem Menschen der Vorzeit ohne Antwort, und es sollte ein halbes Jahrhundert vergehen, bis hierzulande die nämliche Frage durch etliche unweit Schussenried ergrabene und nach Stuttgart gesandte Ge-  
weih- und Knochenreste erneut aufgeworfen wurde; denn diese veranlaßten Professor Dr. OSKAR FRAAS<sup>3</sup> im September 1866 zu dem so erfolgreichen Freilegen des Rentier-  
Jägerlagers an der Schussenquelle (Abb. 2). Hier, wie bei der nachfolgenden Zweit-  
grabung in der Bärenhöhle des Hohlensteins, wurde die Gleichaltrigkeit der eiszeit-  
lichen Tierwelt mit den Hinterlassenschaften des Menschen in heimischem Boden über-  
zeugend erwiesen (Tab. 2). Derart hat der einstige Pfarrherr von Laufen an der Eyach,  
nun Konservator der geologisch-paläontologischen Sammlungen des weitgerühmten  
Königlichen Naturalienkabinetts zu Stuttgart, die Altsteinzeitforschung in Württem-  
berg begründet und dieser durch sein Wirken binnen weniger Jahre ein solches Ansehen  
und Gewicht zu schaffen vermocht, daß im Februar 1872 der Württembergische Anthro-  
pologische Verein als Glied der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie  
und Urgeschichte unter seinem Vorsitz in Stuttgart zusammentreten konnte<sup>4</sup>.

Die Liebe zur Prähistorie hat dieser Altmeister schwäbischer Urgeschichtsforschung  
nicht nur auf seinen Sohn und Nachfolger im Amte übertragen, sondern zum verpflich-  
tenden, fortwirkenden Vermächtnis werden lassen (Abb. 3). So folgte denn Professor  
Dr. EBERHARD FRAAS<sup>5</sup> — ihm war der Württembergische Anthropologische Verein lange

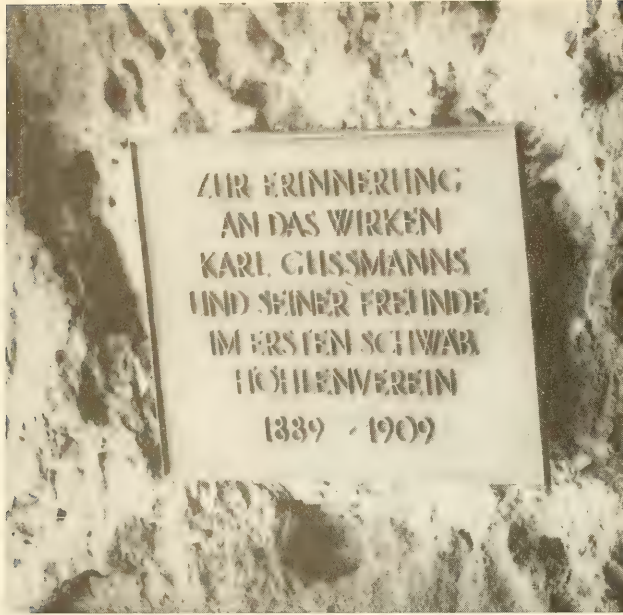


Abb. 6. Gedenktafel an KARL GUSSMANN (1853—1928) und den Schwäbischen Höhlenverein (1889—1909) am Eingang zum Heppenloch bei Gutenberg. Beim Ausräumen des Heppenlochs konnte nicht nur die fundreiche Knochen-Breccie gewonnen, sondern zugleich auch die tief ins Gebirge greifende Gutenberger Höhle erschlossen werden.

Jahre bis zum frühen Tode anvertraut — Professor Dr. FRITZ BERCKHEMER<sup>6</sup>, dem es gegeben war, den Schädel des Urmenschen von Steinheim als bedeutsamsten Fund zu bergen, welchen die Württembergische Naturaliensammlung, das heutige Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart, sein eigen nennen darf. Daß dessen geologisch-paläontologische Abteilung auch fernerhin die Erforschung des Quartärs zu fördern und derart das Wissen um die einstigen Umwelten des vor- und frühgeschichtlichen Menschen zu mehren als wesentliche und dringliche Aufgabe betrachtet, bedarf kaum weiterer Begründung, doch des Hinweises, daß weit mehr geleistet werden sollte als auszuführen möglich erscheint. Noch hemmt allenthalben die Zerstörung des einstigen Museumsgebäudes im Bombenterror des letzten Krieges, da der erhoffte Wiederaufbau auf angestammtem Grunde unterblieben und es nicht abzusehen ist, wann und wo den in alte Kasernen der Ludwigsburger Garnison verwiesenen geologisch-paläontologischen Sammlungen des Landes eine neue Heimstatt gegeben wird. Nicht minder bedrückend ist der Mangel an Wissenschaftlern wie Technikern, ein Mangel, der gar manches Vorhaben zurückzustellen gebietet. Man hat sich zu bescheiden, und dies gilt für das Erfassen wie für das Auswerten von Funden, es gilt für all die mannigfaltigen Aufgaben, welche einer Landessammlung zu eigen sind. Was dennoch für die Quartärforschung beizutragen ermöglicht wurde, mag der folgende Bericht erkennen lassen<sup>7</sup>.

Vorangestellt sei die Großgliederung des Quartärs, welche, durch jahrzehntelangen Gebrauch allgemein bekannt und verbindlich geworden, neuerdings wiederholt zu wandeln versucht wurde. Solchen teils unbedachten, teils leichtfertigen Eingriffen gilt es zu wehren, zumal sich die überkommene Dreiteilung des Diluviums, nach Einbeziehen des jüngsttertiären Villafranchiums ins Pleistozän zur Viergliederung erweitert, als verläßlich erwiesen hat (Tab. 3): Sie wahrt die einst gezogenen Grenzen, beläßt die früher erstellten Einheiten und sichert damit die Kontinuität im Gebrauch der stratigraphischen Namen<sup>8</sup>.





Abb. 7. Schädel der Höhlenhyäne (*Crocutea crocuta spelaea*) in einem Seitengang der im Sommer 1964 bei Aufhausen entdeckten Höhle. Die in dieser schwer begehbaren, oberflächennahen Höhle lagerten Funde sachgemäß zu bergen, wurde bis zum Durchbruch eines seitlichen Zugangs zurückgestellt.

Aus ältestpleistozäner Zeit finden sich hierzulande nur wenige fundhöffige Ablagerungen. Reichere Überlieferung beginnt erst im Mosbachium, welchem auch der bislang früheste Urmenschen-Nachweis Europas, der in alten Neckarsanden bei Mauer geborgene Unterkiefer des *Palaeanthropus heidelbergensis*, zugehört. Eine größere Anzahl von Fundstellen vergleichbaren Alters konnte in den vergangenen Jahren dank regelmäßiger Überwachung oberrheinischer Kiesgruben, insonderheit zwischen Karlsruhe und Mannheim, festgestellt werden<sup>9</sup>. Die dort geförderten Belege einer altpleistozänen Tierwelt — darunter mehrere Reste des seltenen Flußpferdes (Abb. 4) — bereichern die Kenntnis über die Umwelt des Heidelberger Urmenschen und lassen dessen Zeitstellung weiterhin absichern.

An württembergischen Vorkommen mosbachischen Alters sind die Frankenbacher Sande bei Heilbronn zu nennen (Tab. 4), zumal in diesen A. RUST auf einer Exkursion anlässlich der 1953 in Stuttgart tagenden Deutschen Quartärvereinigung die ersten Belege seiner Heidelberger Kultur aufgesammelt hat<sup>10</sup>. Die dortigen Gruben werden seit Jahrzehnten überwacht und haben manch wertvollen Lebensrest ergeben (Abb. 5), ohne sich jedoch in der Fundhäufigkeit mit den jüngeren, mittelpaleozoänen Sanden und Kiesen der unteren Murr messen zu können. Diese, einst in mehreren Gruben zwischen Steinheim und Murr abgebaut, jetzt nur noch unzulänglich erschlossen, haben eine Vielzahl diluvialer Säugetier-Reste in teils beachtlicher Vollständigkeit geliefert; deren abschließende Bearbeitung wird vorbereitet und soll zusammen mit jener des *Homo steinheimensis* — die anthropologische Wertung des Schädels hat W. GIESELER übernommen — vorgelegt werden.

# Mp 3 des Cannstatter Pferdes/Grabung 1957

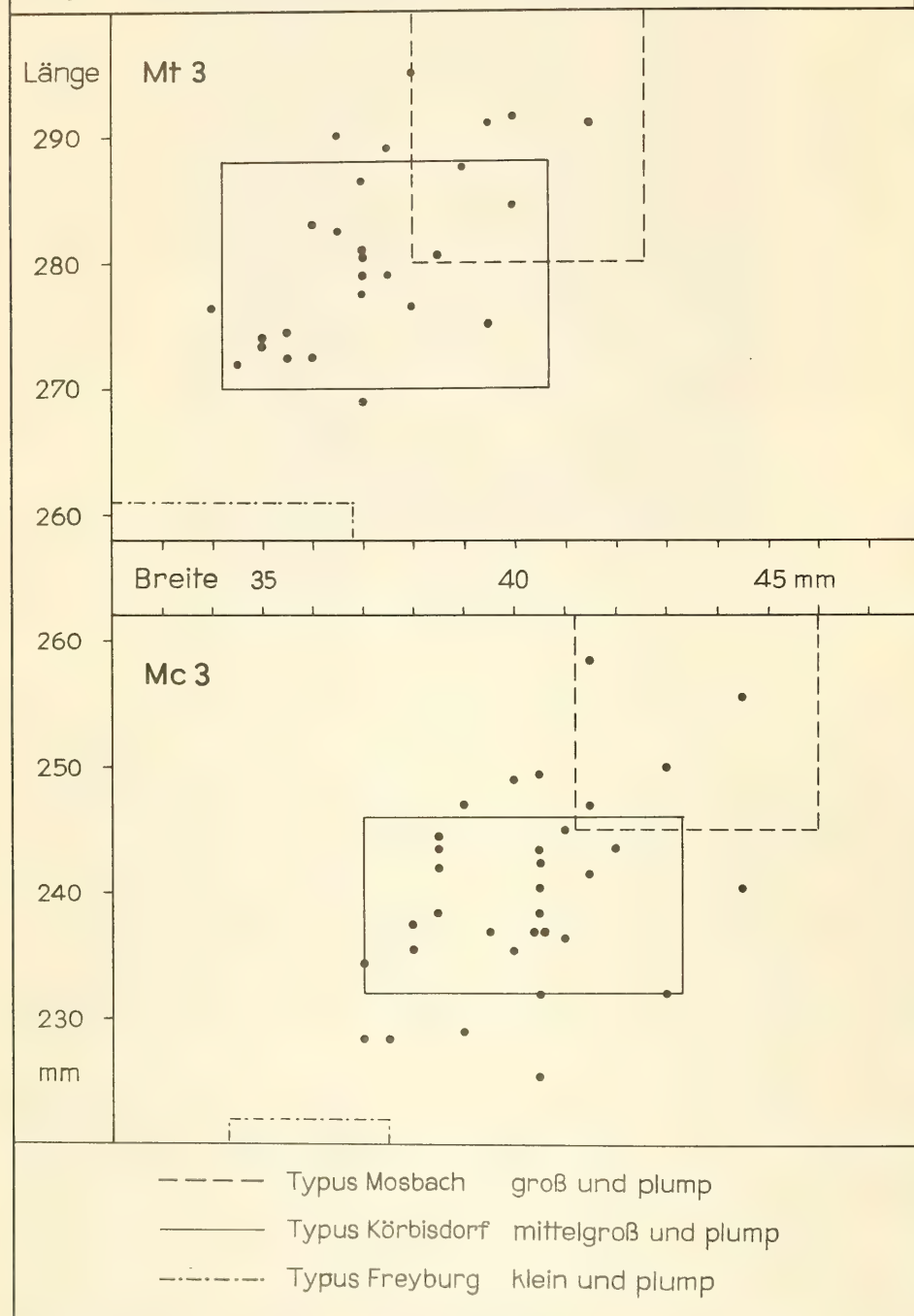


Abb. 8.

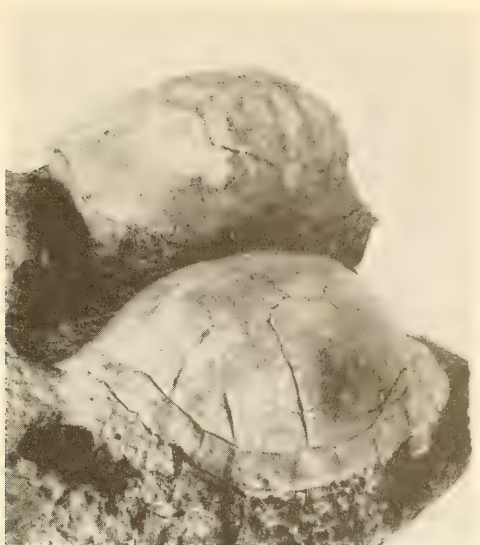


Abb. 9. Rückenpanzer zweier Sumpfschildkröten (*Emys orbicularis*) aus interglazialen Sauerwasserkalken (Bruch A. Lauster 1936) in Bad Cannstatt. Länge des vorderen Panzers etwa 19,2 cm. (Vgl. K. STAESCHE: „Sumpfschildkröten (*Emys orbicularis* L.) aus dem diluvialen Sauerwasserkalk von Cannstatt bei Stuttgart.“ Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines, N. F. Bd. 36, 1954, S. 74—86.)

Mit dem durch mitergrabene Waldelefanten-Belege als *antiquus*-Schicht ansprechbaren und zugleich als interglazial erweisbaren Steinheimer *Homo*-Lager ist die zweier Affen-Funde wegen berühmt gewordene Knochen-Breccie des Heppenlochs mehr oder minder zeitgleich. Solches hat die in den letzten Jahren durchgeführte Untersuchung der umfänglichen Ausbeute an Zähnen und Knochen ergeben, eines Fundguts aus der Holstein-Warmzeit, das dem Wirken von K. GUSSMANN und A. HEDINGER zu danken ist<sup>11</sup>. Sie und ihre einstigen Mitarbeiter zu ehren, gab die 75jährige Wiederkehr der Erforschung des Heppenlochs als erster Tat des Schwäbischen Höhlenvereins Anlaß: Dort, hoch über Gutenberg, wurde am 25. 10. 1964 eine von den Schwäbischen Höhlenfreunden im Verband der Deutschen Höhlen- und Karstforscher geschaffene Gedenktafel feierlich enthüllt und in die Obhut der Gemeinde übernommen (Abb. 6).

Zwei Monate zuvor war bei Aufhausen unweit Geislingen eine neue Höhle mit reicher eiszeitlicher Überlieferung zugänglich geworden<sup>12</sup>. Auf engem Raum fanden sich Reste von Mammut und Fellnashorn, Wildpferd und Wisent, Riesenhirsch und Rentier, Löwe und Wolf, Funde, von deren erstaunlicher Erhaltung der in einem Seitengang entdeckte Schädel der Höhlenhyäne Zeugnis geben mag (Abb. 7). All die dortigen freilagernden Knochen und Zähne — vollständigere Skelete scheinen zu fehlen — dürften als eingeschwemmte Überbleibsel von einst in Erdfalle und Felsspalten geratenen Kadavern zu deuten sein und der letzten großen Eiszeit zugehören.

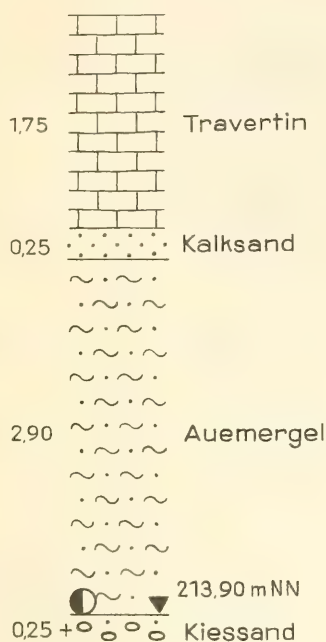
Abb. 8. Abmessungen der Mittelfußknochen des auf dem Gelände der Villa Seckendorff in Bad Cannstatt 1957 geborgenen Wildpferd-Bestandes aus dem frühen Jungpleistozän. Dargestellt wird, unter Hinweis auf O. SICKENBERGS Typen eiszeitlicher Pferde Mitteleuropas, das Längen-Breiten-Verhältnis der Metacarpen und Metatarsen, welches jenem der als mittelgroß und plumpwüchsig angesprochenen Wildpferde von Körbisdorf nahekommt (Eiszeitalter und Gegenwart, Bd. 12, 1962, S. 99—124).



# Stuttgart – Bad Cannstatt

## Prag – Straße 26-46

Dezember 1957



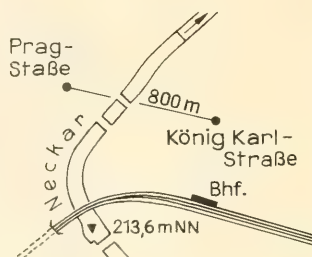
### C 14 – Bestimmung

H 738 -967

9430 ± 160 Jahre

H 810 -964

9690 ± 180 Jahre



## König Karl – Straße 34

März 1959

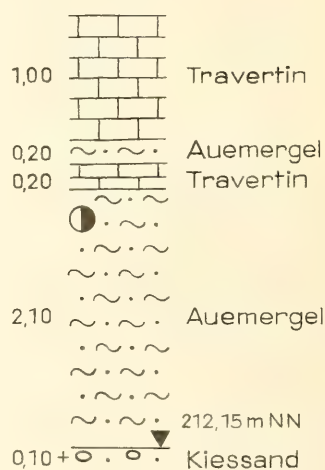


Abb. 10. Profile von Cannstatter Travertinlagern beidseitig des Neckars mit C 14-Bestimmungen. Die Profilaufnahmen und Probenentnahmen wurden vom Verfasser, unterstützt durch Präparator E. SCHMID (Stuttgart), ausgeführt; die C 14-Datierungen sind Dr. K. O. MÜNNICH (Heidelberg) zu verdanken.

Deren Beginn, den Übergang interglazialer in glaziale Verhältnisse, dokumentieren jene Funde, welche Anfang 1957 in einer Cannstatter Baugrube auf dem Gelände der Villa Seckendorff angeschnitten und in mehrwöchiger Grabung geborgen werden konnten<sup>13</sup>. Eingeschwemmt in Hohlräume des dortigen Travertins, lagerten dicht gedrängt



Abb. 11. Schädel des Zwergelafanten (*Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis*) aus einer Höhle bei Carini auf Sizilien. Die über dem kräftigen Zwischenkiefer sich öffnende, gegen 20,5 cm breite Nasenhöhle mag schon vor Jahrtausenden Anlaß gegeben haben, Funde solch diminutiver, insularer Waldelefanten als Zeugen einäugiger, in Höhlen hausender Riesen zu betrachten.

Hunderte und aber Hunderte von Gebiß- und Skeletresten, Belege von Mammut, Fellnashorn, Wildpferd, Esel, Wisent, Ur, von Hirschen und Raubtieren (Abb. 8). Unter letzteren herrscht die Höhlenhyäne vor, die viele der Knochen zerbissen oder benagt und derart manches zerstört hat, gerade dadurch aber aufzeigt, daß am Rande der heutigen Kursaal-Anlagen in Bad Cannstatt dereinst ein Hyänen-Freßplatz gelegen war.

In die nachfolgende Zeit, das Würm-Glazial, sind zahlreiche weitere Funde jungpleistozäner Säugetiere zu stellen, die vielerorts zutage kamen, aus Spalten und Höhlen, aus Sanden und Kiesen, aus Fließerden und Lössen. Sie einzeln zu benennen mag unterbleiben, und gleiches gilt auch für jene teils diluvialen, teils alluvialen Lebensreste aus den Sauerwasserkalken längs des Neckars von Untertürkheim über Bad Cannstatt bis Münster, welche in den letzten Jahren geborgen oder, schon länger in der Sammlung verwahrt, bearbeitet werden konnten (Abb. 9). Neufunde lieferten die mächtigen, in den linksufrigen Steinbrüchen Schaufele, Lauster und Haas erschlossenen, alten Travertine, deren Zeitstellung trotz vielseitiger pflanzlicher und tierischer Dokumentation noch nicht abgeklärt zu werden vermochte. Gesichert ist dagegen nunmehr das Alter der einst im Steinbruch Biedermann und beim Durchbruch der Ganzhorn-Straße abgebauten fundreichen Lager, zweier rechts des Flusses gelegener Vorkommen aus dem letzten Interglazial, welche die frühesten Hinweise auf den vorzeitlichen Menschen im Stuttgarter Raum erbracht haben<sup>14</sup>.

Gleichfalls der Eem-Warmzeit glaubte man bislang auch die Cannstatter Sauerwasserkalke im Gebiet der Wilhelma und der unteren Prag-Straße zusprechen zu dürfen. Das Auswerten neuerer Aufschlüsse hat jedoch deren weit jüngere, nacheiszeitliche

Bildung erkennen lassen (Abb. 10); solches zu bestätigen und festzulegen, erlaubten im Auemergel unter dem Travertin erhaltene Hölzer, deren C14-Bestimmung  $9430 \pm 160$  Jahre ergeben hat<sup>15</sup>. Diese Zeitangabe ist wegen der gegen Ende des Jahres 1963 in der Wilhelma angeschnittenen, dem Sauerwasserkalk zwischengelagerten Kulturreste auch für die Vorgeschichte von Bedeutung, die ihrerseits durch das tierische Fundgut prähistorischer Aufsammlungen die Säugetier-Forschung zu fördern vermag. Beispielhaft seien die derzeit in Bearbeitung stehenden, reichen Überreste von Wild- und Haustieren aus dem Jungsteinzeit-Dorf Ehrenstein bei Ulm erwähnt, welche während zweier Grabungen, 1952 unter O. PARET und 1960 unter H. ZÜRN, geborgen werden konnten.

Beschlossen sei dieser Bericht mit dem Hinweis auf den wertvollen Fundzuwachs aus nachgelassenen Aufsammlungen dreier bekannter Säugetier-Paläontologen. Noch während des Krieges konnten von Professor Dr. HANS POHLIG (1855—1937) beschriebene Belege aus den Travertinen bei Weimar und solche aus dem Pleistozän Italiens erworben werden (Abb. 11); ein Jahrzehnt später bereicherten die von Professor Dr. WOLFGANG SOERGEL (1887—1946) zusammengetragenen Reste altpleistozäner Säugetiere aus den Kiesen von Süßenborn die hiesigen Bestände, und jüngst folgten wesentliche Teile der Sammlung von Professor Dr. WILHELM FREUDENBERG (1881 bis 1960), darunter zahlreiche Belege zu seinen Veröffentlichungen. Eine solche Mehrung des Bestandes nach Umfang und Inhalt ist besonders wertvoll für jene Arbeitsvorhaben, welche über die Landesgrenzen weit hinausgreifen. Dies gilt beispielsweise für die Gebißuntersuchungen plio-pleistozäner Nashorn-Arten der Gattung *Dicerorhinus* und gleichermaßen für die Studien zur Stammesgeschichte der Elefanten<sup>16</sup>, die als chronologische wie ökologische Leitformen des Quartärs besondere Beachtung verdienen.



Tab. 1.

Übersicht der in der Lehmgrube am Seelberg zu Cannstatt ergrabenen letzt-eiszeitlichen Säugetier-Reste.

| Säugetier-Funde vom Mammut-Jägerlager am Cannstatter Seelberg | Individuenanzahl |
|---------------------------------------------------------------|------------------|
| <i>Ursus spelaeus</i> ROSENMÜLLER & HEINROTH . . . . .        | 1                |
| <i>Crocota crocuta spelaea</i> (GOLDFUSS) . . . . .           | 2                |
| <i>Mammonteus primigenius</i> (BLUMENBACH) . . . . .          | 12               |
| <i>Equus germanicus</i> NEHRING . . . . .                     | 4                |
| <i>Tichorhinus antiquitatis</i> (BLUMENBACH) . . . . .        | 7                |
| <i>Megaloceros giganteus germaniae</i> (POHLIG) . . . . .     | 3                |
| <i>Rangifer</i> sp. . . . .                                   | 1                |

Tab. 2. Übersicht der an der Schussenquelle bei Schussenried geborgenen end-eiszeitlichen Säugetier-Reste.

| Säugetier-Funde vom Rentier-Jägerlager an der Schussenquelle | Individuenanzahl |
|--------------------------------------------------------------|------------------|
| <i>Lepus</i> cf. <i>timidus</i> LINNAEUS . . . . .           | 1                |
| <i>Canis lupus</i> LINNAEUS . . . . .                        | 2                |
| <i>Alopex lagopus</i> (LINNAEUS) . . . . .                   | 1                |
| <i>Vulpes vulpes</i> (LINNAEUS) . . . . .                    | 1                |
| <i>Ursus arctos</i> LINNAEUS . . . . .                       | 2                |
| <i>Gulo gulo</i> (LINNAEUS) . . . . .                        | 2                |
| <i>Equus</i> cf. <i>przewalskii</i> POLIAKOV . . . . .       | 5                |
| <i>Alces alces</i> (LINNAEUS) . . . . .                      | 3                |
| <i>Rangifer tarandus</i> (LINNAEUS) . . . . .                | 400              |

Tab. 3. Großgliederung des Quartärs in Mitteleuropa und Zeitstellung der Urmenschen-Belege von Mauer, Steinheim und Untertürkheim.

| Q | Holozän |         | Alluvium    | Pleistozän-Abfolge in Mitteleuropa | Urmenschen-Nachweise in Baden-Württemberg                 |
|---|---------|---------|-------------|------------------------------------|-----------------------------------------------------------|
|   | P       | Jung-   | D           | Weichsel-(Würm-)Glazial            | Werkzeuge aus den Travertinen von Stuttgart-Untertürkheim |
| u | l       |         | i           | Eem-Interglazial                   |                                                           |
| a | e       |         | l           | Saale-(Riß-)Glazial                |                                                           |
|   | i       | Mittel- | u           | Holstein-Interglazial              | Schädel aus den Kiesen von Steinheim an der Murr          |
| r | s       |         | v           | Elster-(Mindel-)Glazial            |                                                           |
|   | t       |         | i           | Mosbachium                         | Unterkiefer aus den Sanden von Mauer an der Elsenz        |
| t | o       | Alt-    | u           | Villafranchium                     |                                                           |
| ä | z       |         | m           |                                    |                                                           |
|   | ä       |         |             |                                    |                                                           |
| r | n       | Ältest- | Ober-Unter- |                                    |                                                           |

Tab. 4. Übersicht der Säugetier-Fauna aus den altpleistozänen Frankenbacher Sanden bei Heilbronn mit Angabe der Fundhäufigkeit.

| Säugetier-Fauna der Frankenbacher Sande bei Heilbronn       |     |
|-------------------------------------------------------------|-----|
| <i>Castor fiber</i> LINNAEUS . . . . .                      | +   |
| <i>Ursus</i> cf. <i>deningeri</i> VON REICHENAU . . . . .   | ++  |
| <i>Panthera</i> cf. <i>leo</i> (LINNAEUS) . . . . .         | +   |
| <i>Palaeoloxodon antiquus</i> (FALCONER) . . . . .          | +++ |
| <i>Mammonteus trogontherii</i> (POHLIG) . . . . .           | +   |
| <i>Equus mosbachensis</i> VON REICHENAU . . . . .           | +++ |
| <i>Dicerorhinus etruscus</i> (FALCONER) . . . . .           | ++  |
| <i>Dicerorhinus kirchbergensis</i> (JÄGER) . . . . .        | +   |
| <i>Cervus elaphus</i> LINNAEUS . . . . .                    | +++ |
| <i>Alces</i> cf. <i>latifrons</i> (JOHNSON) . . . . .       | +   |
| <i>Capreolus capreolus priscus</i> (SOERGEL) . . . . .      | +++ |
| <i>Bison priscus</i> (BOJANUS) . . . . .                    | +++ |
| <i>Bison</i> cf. <i>schoetensacki</i> FREUDENBERG . . . . . | ?   |
| <i>Ovis</i> cf. <i>vignei</i> BLYTH . . . . .               | +   |
| selten = + — ++ — +++ = häufig / fraglich = ?               |     |

## Anmerkungen

- <sup>1</sup> FRIEDRICH WILHELM KARL (1754—1816) wurde 1797 als FRIEDRICH II. Herzog, 1806 als FRIEDRICH I. König von Württemberg; er verstarb wenige Tage nach dem Freilegen der Cannstatter Stoßzahngruppe am 30. 10. 1816. Während seiner Herrschaft wurde das 1791 durch Herzog KARL EUGEN (1728—1793) zu einer selbständigen wissenschaftlichen Sammlung erhobene Stuttgarter Naturalienkabinett von CARL CHRISTOPH FRIEDRICH JÄGER (1773—1828) als Aufseher betreut, dem 1817 sein Bruder GEORG FRIEDRICH JÄGER (1785—1866) im Amte folgte.
- <sup>2</sup> Die von Herzog EBERHARD LUDWIG (1676—1733) im Jahre 1700 angeordnete Grabung nahe der Cannstatter Uffkirche erbrachte außer den seinerzeit als Heilmittel so begehrten Mammut-Stoßzähnen und weiteren Resten eiszeitlicher Säugetiere auch ein menschliches Schädeldach, auf das im vergangenen Jahrhundert französische Anthropologen die vielgenannte Cannstatt-Rasse gründen sollten. Dieser vermeintlich ältesten Rasse wurde zeitweise auch der Neandertaler zugezählt, doch erwies sich späterhin der recht fragmentäre Cannstatter Schädel als weit jünger und dem heutigen Menschen, dem *Homo sapiens*, zugehörig.
- <sup>3</sup> Ein Lebensbild samt Werkverzeichnis von OSKAR FRAAS (1824—1897), eine der volkstümlichsten und vielseitigsten Gelehrtengealten des Schwabenlandes, ist F. BERCKHEMER zu danken (Schwäbische Lebensbilder, Bd. 1, 1940, S. 179—192).
- <sup>4</sup> Die Nachfolge des Württembergischen Anthropologischen Vereins hat die Ende 1963 gegründete Gesellschaft für Vor- und Frühgeschichte in Württemberg und Hohenzollern angetreten. Als ihre Aufgabe — in der Satzung niedergelegt — gilt, „die Erforschung der Vor- und Frühgeschichte des württembergischen und hohenzollerischen Landesteils von Baden-Württemberg im Rahmen der Kultur- und Naturgeschichte zu fördern und für die Erhaltung vor- und frühgeschichtlicher Kulturdenkmale zu wirken“.
- <sup>5</sup> P. GOESSLERS Nachruf würdigt EBERHARD FRAAS (1862—1915) als Prähistoriker und Anthropologe (Fundberichte aus Schwaben, Jg. 22—24, 1914—1916, S. 71—83); dem Paläontologen und Geologen gelten die Gedenkworte J. F. POMPECKJS (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jg. 71, 1915, S. XXXIII—LXXIX).
- <sup>6</sup> Für FRITZ BERCKHEMERS (1890—1954) ebenso vielseitiges wie erfolgreiches Wirken in der Quartärforschung zeugen seine Schriften, deren Titel dem von K. STAESCHE gezeichneten Lebensbild angefügt sind (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jg. 110, 1955, S. 69—83).
- <sup>7</sup> Der knapp bemessene Umfang des Beitrages zwingt, vieles zu übergehen und sich mit wenigem zu begnügen. Ergänzend sei deshalb auf die von F. BERCKHEMER und K. STAESCHE seit Kriegsende erstatteten Jahresberichte der geologisch-paläontologischen Abteilung verwiesen (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jg. 97—101, 1941—1945, bis Jg. 110, 1955; Jg. 112, 1957, bis Jg. 120, 1965).
- <sup>8</sup> Über die Großgliederung des mitteleuropäischen Pleistozäns und die Benennung seiner Unterabteilungen hat der Verfasser am 17. 9. 1964 der Deutschen Geologischen Gesellschaft in Wien sowie am 9. 10. 1964 der Deutschen Quartärvereinigung in Lüneburg vorgetragen, und dies, um der herrschenden Wirrnis noch vor dem VII. INQUA-Kongreß in Colorado zu begegnen. (Vgl. K. D. ADAM: „Die Großgliederung des Pleistozäns in Mitteleuropa.“ Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Nr. 132, 1964, S. 1—12.)
- <sup>9</sup> Die paläontologische Erforschung der quartären Ablagerungen am Oberrhein hat Professor Dr. J. BARTZ (Freiburg) angeregt, Pfarrer H. E. MEURET (Langensteinbach) durch jahrelange Mitarbeit wesentlich gefördert.



- <sup>10</sup> Die Fundgeschichte ist von A. RUST in der Einleitung seiner 1956 erschienenen Abhandlung über „Artefakte aus der Zeit des *Homo heidelbergensis* in Süd- und Norddeutschland“ festgehalten.
- <sup>11</sup> Am 5. 10. 1963 konnte der Verfasser dem in Laichingen tagenden Verband der Deutschen Höhlen- und Karstforscher über die mittelpleistozäne Tierwelt aus dem Heppenloch berichten und dabei die ökologische Zweiteilung der in dieser Grabgesellschaft vereinten Fauna aufzeigen. (Vgl. K. D. ADAM: „Vom Heppenloch zur Sibyllenhöhle. Ein Bericht über alte Funde eiszeitlicher Säugetiere auf der Kirchheimer Alb.“ Jahreshefte für Karst- und Höhlenkunde, H. 4, 1963, S. 271—285.)
- <sup>12</sup> Während einer Befahrung der neuentdeckten Aufhausener Höhle am 27. 8. 1964 wurde von P. H. SROLPP (Stuttgart) bei Blitzlichtaufnahmen ein mehr oder minder starkes Nachleuchten übersinterter Felsflächen beobachtet, eine Photolumineszenz, entsprechend der von G. DITTRICH aus einer Höhle in den Sudeten wiederholt berichteten Leuchterscheinung (Der Aufschluß, Jg. 3, 1952, S. 114—115; Der mathematische und naturwissenschaftliche Unterricht, Bd. 11, 1958—1959, S. 218—220).
- <sup>13</sup> Die Fundmeldung dieses ausnehmend ergiebigen Vorkommens ist dem Architekten, Baurat Z. SCHÄFFER (Stuttgart), zu danken, dessen Verständnis, Entgegenkommen und Rücksichtnahme ein sachgemäßes Bergen der Funde ermöglicht hat.
- <sup>14</sup> In einer nachgelassenen Schrift F. BERCKHEMERS werden die in die Württembergische Naturaliensammlung gelangten „Steinwerkzeuge des Urmenschen aus dem Travertin von Stuttgart-Untertürkheim“ samt jenen aus dem Cannstatter Sauerwasserkalk bekanntgegeben und zu werten versucht (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Jg. 110, 1955, S. 94—103).
- <sup>15</sup> Die von Dr. K. O. MÜNNICH (Heidelberg) freundlicherweise übernommene C14-Datierung der Holzprobe aus einer Cannstatter Baugrube an der Prag-Straße wird durch die von Dr. P. GROSCHOPF (Stuttgart) durchgeführte pollenanalytische Untersuchung des dortigen Auemergels ergänzt sowie durch entsprechende Auswertung eines später erschlossenen Profils in der König Karl-Straße bekräftigt.
- <sup>16</sup> Auf einem während des IV. INQUA-Kongresses zu Pisa einberufenen Symposium konnte der Verfasser am 8. 9. 1953 wesentliche Ergebnisse seiner Studien über die Evolution der eurasiatischen Elefanten darlegen und begründen. (Vgl. K. D. ADAM: „Zur Phylogenie der pleistozänen Elefanten Europas.“ Actes du IV Congrès International du Quaternaire, Bd. 2, 1956, S. 1077—1084.)

Die Aufnahmen zu den Abbildungen sind Herrn P. H. SROLPP (Stuttgart) zu danken; die Zeichnungen hat Herr G. LUTZ (Stuttgart) ausgeführt.

Anschrift des Verfassers:

Hauptkonservator Dr. KARL DIETRICH ADAM, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Geologisch-Paläontologische Abteilung, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3







# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

15. Dezember 1966

Nr. 168

## Eine neue Fulgoridae aus Neu-Guinea

### - *Hellerides butawengi* n. sp. - (Homoptera)

574.0643 von Friedrich Heller, Stuttgart

5937

Mit 6 Abbildungen

In der Zikadenausbeute, die Herr H. PYKA von seiner fast einjährigen Sammelreise aus Neu-Guinea für das Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart mitgebracht hat, befindet sich eine Aphaeninae, die ohne Zweifel eine neue Art der Gattung *Hellerides* Lallm. darstellt. Diese Gattung wurde 1962 in Nr. 95 dieser Zeitschrift von Herrn Dr. V. LALLEMAND mit dem Gattungstypus *H. guineae* Lallm. aufgestellt.

Wenn die folgende, hier neu beschriebene Art allein behandelt wird, so deshalb, weil es zur Zeit aus allgemein bekannten Literaturschwierigkeiten und mangels an Spezialisten für die einzelnen Familien unmöglich ist, das vorliegende Material aus Neu-Guinea sofort insgesamt zu bearbeiten.

Herrn PYKA sei für die Überlassung des Materials für unser Museum an dieser Stelle herzlich gedankt.

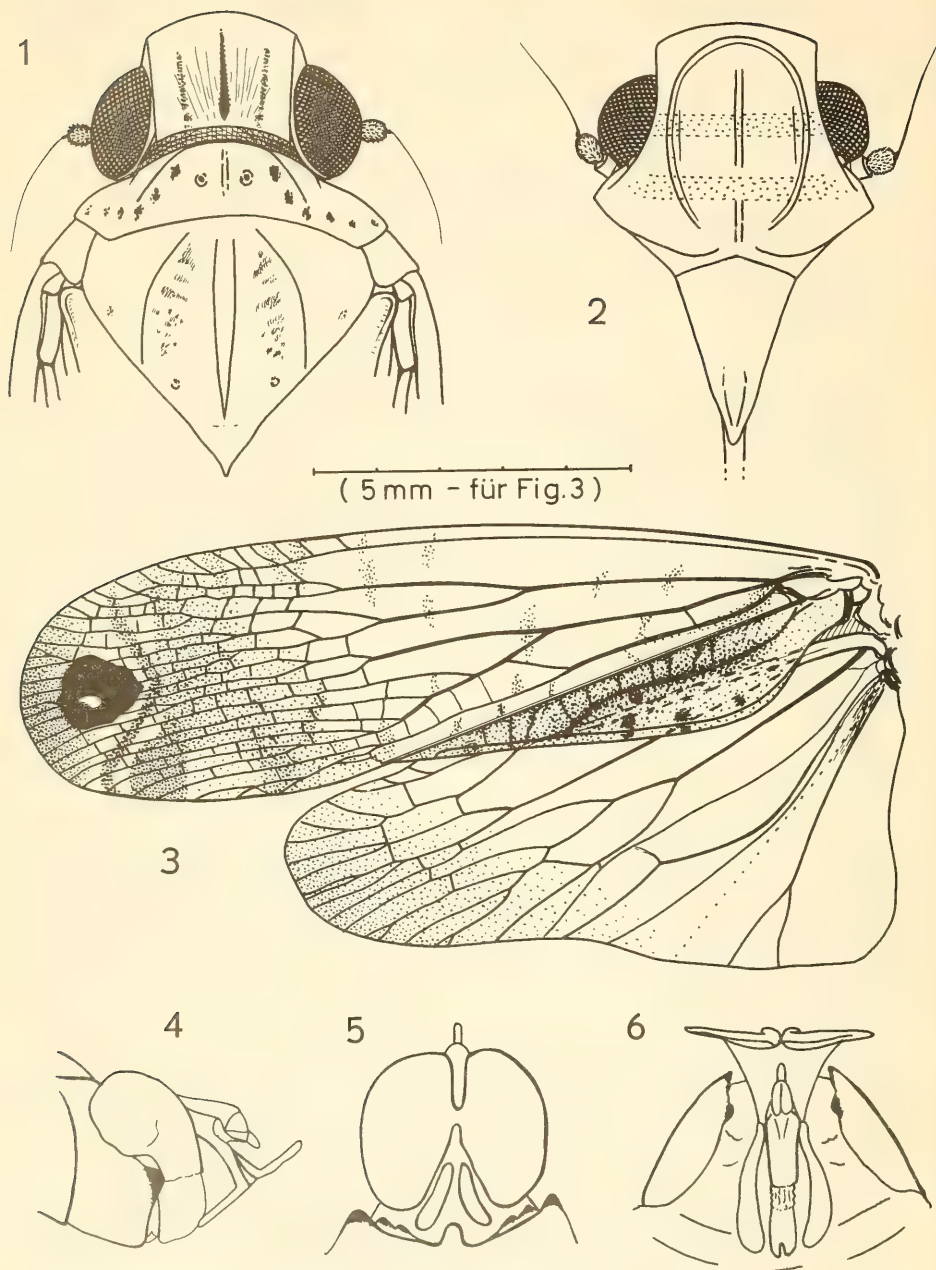
### *Hellerides butawengi* n. sp.

Körperlänge 12 mm, Gesamtlänge 16 mm, Spannweite 30 mm. Färbung: bräunlich-gelb mit rauchbrauner Zeichnung. Kopf schmaler als das Pronotum. Der Clypeus lang, dreieckig, an der Spitze leicht gekielt, gegen die Stirn stumpfwinkelig begrenzt. Das Rostrum reicht bis zur Mitte der Hinterschenkel. Die Stirn (Abb. 2) sechseckig, mit seitlich vorspringenden Ecken unterhalb der Fühler. Stirnfläche abgeplattet, mit einem eiförmigen Ringkiel und einem in der basalen Hälfte unterbrochenen, freistehenden Mittelkiel. Die Stirnseitenränder und die unteren Seitenränder der Wangen vor dem Clypeus ebenfalls gekielt.

Der Scheitel (Abb. 1) ist 1,3 mm breit und 1,1 mm lang, beinahe quadratisch, mit deutlichem Mittelkiel und geschärften Seitenrändern. Neben dem Mittelkiel ist die Fläche strahlenförmig längsrunzelig. Der Vorderrand des Scheitels ist flachbögig begrenzt und geschärft, der Hinterrand verläuft fast parallel dem Vorderrand.

Das Pronotum ist 0,7 mm lang und 3,2 mm breit; die Seitenkiele sind am Vorderrand miteinander verbunden und verlaufen bogenförmig bis zur Mitte hinter die Augen. Beiderseits neben dem in der basalen Hälfte angedeuteten Mittelkiel zwei deutliche Grübchen. Der Hinterrand ist sehr flachbögig ausgeschnitten.

Das Scutellum groß, dreieckig, 3 mm breit und 2,5 mm lang, mit zwei engstehenden Mittelkielen, die nach hinten spitz zusammenlaufen, und zwei bogigen Seitenkielen, die nach hinten divergieren. Am Ende der Seitenkiele auf der Fläche zwei Grübchen. Die gesamte mittlere Fläche vom Scutellum mit lederartiger, runzeliger Struktur.



*Hellerides butawengi* n. sp.

Abb. 1. Vorderkörper dorsal, Abb. 2. Gesichtsseite. Abb. 3. Linker Vorder- und Hinterflügel.  
Abb. 4—6. Genitalsegment ♀, lateral, ventral und dorsal. Orig. FR. HELLER.

Färbung und Zeichnung: Stirn hell-ockerfarben mit zwei breiten, zart-rosafarbenen Querbinden. Scheitel hell-ockerfarben, Pronotum und Scutellum etwas dunkler. Dunkelbraun sind: auf dem Scheitel der Mittelkiel und die geschärften Seitenränder sowie zwei Längslinien, welche Seitenkiele auf der Scheitelfläche vortäuschen; auf dem Pronotum die Kiele und eine Reihe Punkte (jederseits 6), welche hinter den Kielen nach den Seitenecken hinziehen; auf dem Scutellum eine unregelmäßige Schattierung zwischen Seiten- und Mittelkielen, die Seitenkiele selbst sind mehr rötlich.

Elytren (Abb. 3) glasig-durchsichtig, im Clavus und im apicalen Drittel rauchbraun. Adern im Corium gelblich. Vor den Apicalzellen in der Mitte vom Apex ein schwarzer Augenfleck mit weißem Kern. Vor diesem Augenfleck eine helle Querbinde, welche von einer leicht geschwungenen, schmalen, rauchbraunen Binde durchzogen wird. Am Analrand eine viereckige Aufhellung im angerauchten, apicalen Teil. Media und Cubitus sind nahe der Basis durch eine zarte Querader miteinander verbunden. Radius, Media und Cubitus gabeln sich im Corium auf gleicher Höhe.

Die Hinterflügel sind glasig-durchsichtig mit dunkelbraunen Hauptadern und angerauchtem Apex.

Die Körperunterseite und die Beine sind hell-gelblich.

Genitalien: ♀

In Lateralansicht (Abb. 4) erscheint der Pygophorhinterrand gerade gestutzt, die dorso-caudale Ecke abgerundet und stärker chitiniert. Die nach oben gestellten Seitenlappen sind basal verhältnismäßig breit, apical ungleichmäßig gerundet; die schmalste Stelle ungefähr in der Mitte an der gerundeten Ausbuchtung.

In Ventralansicht (Abb. 5) wird der lamellenartige, horizontal gestellte, zweiteilige Anhang der Afterröhre sichtbar, der im Umriß fast kreisförmig erscheint und im Durchmesser die Breite des Genitalsegmentes erreicht. Das 7. Sternit ist sehr flach ausgebuchtet, der Hinterrand an den Seiten stärker chitiniert und gezackt, in der Mitte befindet sich ein schmaler, zapfenförmiger Fortsatz.

In Dorsalansicht (Abb. 6) wird der erste Teil des Afterrohranhanges sichtbar, dieser ist hinten dreimal so breit wie an der Basis und hat die Form eines Spachtels.

Die Art ist im Gesamthabitus ähnlich wie *H. guineae* Lallm. und wird von dieser wie folgt unterschieden:

|                             | <i>guineae</i> Lallm.                            | <i>butawengi</i> n. sp.                                    |
|-----------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|
| Gesamtlänge:                | 24 mm                                            | 16 mm                                                      |
| Spannweite:                 | 45 mm                                            | 30 mm                                                      |
| Elytren im Corium:          | blutrot pigmentiert, Media-Cubitus ohne Querader | glasig-durchsichtig, Media-Cubitus mit Querader nahe Basis |
| Scheitel:                   | ohne Mittelkiel                                  | mit Mittelkiel                                             |
| 7. Sternit, Ventralansicht: | mit breitem, konischem Höcker in der Mitte       | mit schmalem, kleinem Zapfen in der Mitte                  |
| 2. Afterrohranhang:         | länglich, oval                                   | kreisrund                                                  |

Typus: ♀, Neu-Guinea, Butaweng (Austr. Terr.), 8. X. 1965 H. Pyka leg. — in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart.



## Literatur

- LALLEMAND, V. 1962: *Hellerides guineae* n. sp., n. gen. aus Neu Guinea (Homopt., Fulgor., Aphaeninae). Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 95. 1962.
- 1963: Revision des Fulgoridae (Homopt.). Deuxième partie Faunes Asiatique et Australienne. Belgique Inst. Roy. Sci. Nat. Mem. (2) 75: 1—99, Pls. I—XI.

Anschrift des Verfassers:

Friedrich Heller, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

15. Dezember 1966

Nr. 169

### Aethiopische Stratiomyiden (Diptera) VIII

Von Erwin Lindner, Stuttgart

Mit 2 Abbildungen

574.0693  
5937

Der so erfolgreichen Sammeltätigkeit des Kollegen B. R. STUCKENBERG vom Natal-Museum in Pietermaritzburg und seiner Gattin Mrs. P. STUCKENBERG verdanken wir wieder wertvolle Fortschritte in unserer Kenntnis der Stratiomyiden-Fauna Südafrikas (siehe auch meine Veröffentlichungen Aethiopische Stratiomyiden, IV—VII). Eine neue Sendung enthielt wieder einige sehr bemerkenswerte Formen dieser Familie. Ihre Bearbeitung bereitete schon wegen ihres ausgezeichneten Zustandes Vergnügen. Bei einer Reihe von Arten ließ sich das Bild der Verbreitung vervollständigen, für andere seltenere Arten ergaben sich neue Fundorte, und es fehlte nicht an neuen, noch unbekannten Formen. Das traf wieder für die in Südafrika so artenreichen Gattungen *Chrysochroma* und *Nemotelus* zu. Eine neue *Chrysochlorine* führte zur Bestätigung der von JAMES vorgenommenen generischen Trennung der altweltlichen *Chrysochlora* Latr. von den neuweltlichen Angehörigen der Gattung *Chrysochlorina* James.

Ein sehr wesentlicher Bestandteil der kleinen Sammlung war eine ausgezeichnete Ausbeute an Stratiomyiden, die Mr. DAVID COOKSON in Rhodesien zusammengebracht hatte. Es ist bemerkenswert, was Mr. STUCKENBERG von einer Anlage berichtet, die sein Freund COOKSON zum Fang von Dipteren an einem Waldrand eingerichtet hatte. Er schreibt: „He has developed an excellent method of collecting flies by creating an artificial patch of mud on the edge of a forest patch near his house, this mud attracting a vast array of species who come to it to drink. At this mud patch he has taken 17 species of tabanids, including the males of all of them.“ Dazu kommen nun 5 Arten Stratiomyiden, unter welchen sich 2 neue Arten *Chrysochroma* befinden. Ich mache diese mud-Besucher in meiner Zusammenstellung durch die Beifügung der Notiz (mud) kenntlich. Wie mir Mr. STUCKENBERG mitteilt, ist Mr. COOKSON leider am 3. VIII. 1966 in Salisbury, Rhodesia, im Krankenhaus nach schwerem Leiden im Alter von 52 Jahren gestorben. Die von ihm gesammelten Insekten zeichnen sich durch ihre ausgezeichnete Qualität aus. Ich ehre das Andenken an diesen so tüchtigen Sammler durch die Widmung der von ihm erstmals gefangenen, schönen *Chrysochlora cooksoni*.

Außerordentlich willkommen war der Fund von *Hexacraspis sexspinosa* Macq. von der Westküste des Kaps, einer Art, die von MACQUART nicht als Pachygasterine erkannt wurde und deren Einordnung in das System Schwierigkeiten bereitet hatte, nicht zuletzt, weil er den Fundort „Natal“ offensichtlich in Brasilien vermutete (siehe unten!).

Bei der Klärung einiger Fragen durfte ich mich des Meinungsaustausches und der gütigen Mithilfe meiner Kollegen Prof. Dr. M.-T. JAMES (Pullman, Wash.), Dr. L. TSACAS (Paris, Mus. National d'Hist. Nat.) und Dr. R. ZUR STRASSEN (Frankfurt a. M., Senckenberg-Mus.) erfreuen, wofür ich an dieser Stelle herzlich danke.

Die hier bearbeitete Sammlung STUCKENBERG-COOKSON setzte sich aus folgenden Arten zusammen:

|                                        |                                              |
|----------------------------------------|----------------------------------------------|
| <i>Hexacraspis sexspinos</i> Macq.     | <i>Porpocera fibulata</i> End.*              |
| <i>Sternobrithes tumidus</i> Loew*     | <i>Euclitellaria argenteofasciata</i> Bezzi* |
| <i>Isomerocera 4-lineata</i> Fabr.*    | <i>Nemotelus rufitibialis</i> Lind.          |
| <i>Drosimomyia natalensis</i> Kert.    | <i>Nemotelus flavipes</i> Lind.              |
| <i>Ptecticus elongatus</i> Fabr.*      | <i>Nemotelus clunipes</i> Lind.              |
| <i>Chrysochroma dispar</i> n. sp.*     | <i>Nemotelus rufilateralis</i> n. sp.        |
| <i>Chrysochroma rubicundum</i> n. sp.* | <i>Dischizocera nigronotum</i> James*        |
| <i>Chrysochroma subobscure</i> n. sp.  | <i>Odontomyia smaragdifer</i> (Lind.)*       |
| <i>Chrysoclora cooksoni</i> n. sp.*    | <i>Oplodontha selinda</i> James*             |
| <i>Heraclina pr. abyssinica</i> Bezzi* |                                              |

### Pachygasterinae

MACQUART hat eine *Diphyssa sexspinos* (1846) und eine *Diphyssa maculiventris* (1849) beschrieben, letztere angeblich aus Natal, erstere aus Brasilien. Die Gattung *Diphyssa* ist aber präoccupiert, und ENDERLEIN hat 1914 für *maculiventris* das Genus *Isomerocera* errichtet, offenbar ohne zu erkennen, daß es sich dabei um die alte *quadrilineata* Fabr. (1787) handelt. Er hat sich dabei durch die schlechte Abbildung des Fühlers verleiten lassen (wie KERTÉSZ hervorhebt), außerdem aber wohl auch durch die schlechte Wiedergabe des Flügels bei MACQUART; es fehlt in ihr nämlich  $r_{2+3}$ . Daß MACQUART auch bei dieser Art wohl Natal in Brasilien gesucht hat (wo ja verschiedene Orte dieses Namens zu finden sind), hat ENDERLEIN offenbar übersehen. Sonst hätte er diese in Afrika weitverbreitete Art mit *Ptilocera natalensis* Gerst. (1857) in Verbindung bringen müssen, die nun durch nachstehende Untersuchung synonym zu *Isomerocera quadrilineata* Fabr. geworden ist.

Der Typus von *Diphyssa maculiventris* Macq. mit dem Etikett „Port Natal“ (das ist das heutige Durban!) ist im Pariser Museum noch erhalten und ist, wie der freundlichen Untersuchung durch Kollegen Dr. L. TSACAS zu verdanken ist, identisch mit *Isomerocera quadrilineata* Fabr. Es ist mit Bestimmtheit anzunehmen, daß MACQUART irrtümlich Natal in Brasilien als die Heimat dieser bekannten afrikanischen Art ansah. Dafür spricht auch, daß er diese Art in dasselbe Genus stellte, welches er 3 Jahre früher für die Art *sexspinos* schuf, die nach ihm ebenfalls aus „Brasilien“ sein sollte. In mehr als 100 Jahren ist aber aus Brasilien nichts Ähnliches aufgetaucht, und es kann kein Zweifel bestehen, daß auch diese Art afrikanisch ist und außerdem nichts mit *Isomerocera quadrilineata* Fabr. (Synonym *Diphyssa maculiventris* Macq.) zu tun hat. Dies scheint mir aus dem Befund von 2 tadellos erhaltenen ♀♀ von der Westküste Südafrikas hervorzugehen, die mir von Kollegen STUCKENBERG vorgelegt wurden. Der Typus *sexspinos* Macq. ist in Paris nicht mehr vorhanden, wie Dr. TSACAS feststellte. ENDERLEIN hatte für diese Art das Genus *Hexacraspis* errichtet, ebenfalls in der Annahme, daß es sich um eine brasilianische Art handelte. Die mir vorliegenden Tiere stimmen aber trotz der mangelhaften Darstellung MACQUARTS so sehr mit dieser „brasilianischen“ Art überein, daß angenommen werden muß, daß er auch in diesem Fall Brasilien mit Afrika verwechselte.

Mit \* sind die von D. COOKSON gesammelten Arten gekennzeichnet.



Es ist ferner anzunehmen, daß LOEW, als er zu *Hexacraspis* (D.) *sexspinosa* Stellung nahm (1860, Dipterenfauna Südafrikas) und sie als „brasilianisch“ ablehnte, diese afrikanische Art nicht gekannt hatte. Er hätte sie sonst wohl in seine Arbeit aufgenommen. Aber auch er konnte schon nicht verstehen, weshalb MACQUART diese Tiere zu den Xylophagiden stellte und nicht zu den Pachygasterinen, was ihm schon die dürftigen Zeichnungen zu erkennen hätten erlauben müssen.\*

Nach allem ist nicht daran zu zweifeln, daß MACQUART die vorliegende südafrikanische Art als brasilianisch beschrieben hat. Es liegen mir 2 ♀♀ von der Westküste des Kaps vor, die ich für identisch mit der MACQUARTSchen Art halte und die ich, da der Typus im Pariser Museum zerstört ist, als Neotypen der MACQUARTSchen *Hexacraspis* (*Diphysa*) *sexspinosa* designiere. In meiner Bestimmungstabelle der afrikanischen Pachygasterinen (1966) würde die Art nach der These 40 (Schildchen mit 4 Dornen) einzureihen sein. Hinsichtlich der Fühlerform und des Flügelgeäders steht die Art nahe der Gruppe *Argyrobrithes*, *Gobertina*, *Sternobrithes*.

*Hexacraspis sexspinosa* (Macq.) 1846 (Abb. 1)

Syn. *Diphysa sexspinosa* Macq. (*Diphysa* präoccupiert)

2 ♀♀ Strandfontein Coast, West of Van Rhynsdorp, South West Cape, 15.–17. X. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

Neubeschreibung nach dem Neotypus.

Gattungsbeschreibung (♀): Eine typische Pachygasterine mit dem runden Abdomen, das breiter als der Thorax ist. Kopf höher als lang und breiter als hoch. Fühler spindelförmig, mit deutlichem 8. Abschnitt des Komplexgliedes. Dieser letzte

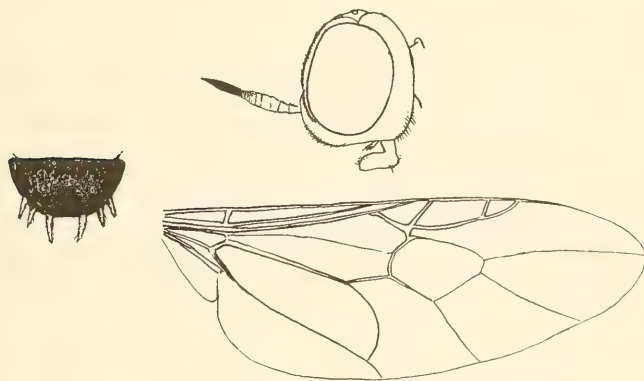


Abb. 1. *Hexacraspis sexspinosa* (Macq.). Kopfprofil, Schildchen und Flügelgeäder.

Abschnitt ist so lang wie die vorausgehenden 6 Abschnitte; er ist etwas seitlich abgeflacht und zugespitzt. Das Schildchen trägt 6 Dorne, deren 2 mittlere die größten sind und voneinander etwas weiter abstehen als von den seitlich am Rande davorstehenden. p einfach. Flügel mit  $r_4$ .  $r_{2+3}$  steht distal r-m.  $cu_1$  ist auf lange Strecke mit der D verschmolzen.

\* Prof. M. T. JAMES macht mich darauf aufmerksam, daß MACQUART nicht nur diese Fundortwechselung unterließ, sondern daß schon eine ganze Reihe ähnlicher Fälle nachgewiesen wurde. So sind nach ihm einige Calliphoriden, die aus „Brasilien“ beschrieben wurden, in Wirklichkeit Afrikaner: *Lucilia incisuralis* Macq. („Brasilien“) ist *Chrysomya albiceps* (Wied.), ebenso *Lucilia marginata* Macq. (von „Brasilien oder Chile“!), und nach JAMES ist auch *Mesembrinella gigas* Macq., 1846 beschrieben als *Ochromyia* (aus Brasilien!) sicher eine Bengaliine, deren Arten auf Afrika und Asien beschränkt sind. Dasselbe hat nach TSACAS auch Mr. A. PONT (B. M.) für eine orientalische Muscida festgestellt, die MACQUART aus „Südamerika“ beschrieben hat.

Artbeschreibung (♀): Schwarz, Thorax nicht sehr hoch gewölbt, stark geport und mit spärlicher, anliegender, auf dem Thorax gelblicher und auf dem Abdomen silbrig glänzender Behaarung. Stirn von mehr als  $\frac{1}{3}$  Kopfbreite, mit 2 Längsfurchen und über den Fühlern mit einer Querfurche, in welchen sich schwache silbrige mikroskopische Behaarung findet. Unmittelbar über der Fühlerwurzel ein schneeweißes Haarflecken. Außerdem auf Stirn und Gesicht kurze, etwas vorgekrümmte, goldgelb glänzende Behaarung. Fühler an der Basis hell rötlichbraun, apikal verdunkelt, der Endabschnitt ganz schwarz. Orbiten etwas gewölbt, stark glänzend und etwas geport. Rüssel und Taster schwarz. Auch auf den Pleuren kurze, gelbliche Behaarung an verschiedenen Stellen. Schildchen schwarz, geport, gerundet, mit 6 hellen gelblichen Dornen. Die mittleren sind etwa halb so lang wie das Schildchen. Flügel farblos, mit gelbem Randmal und gelben Vorderrandadern; die übrigen braun bzw. am Hinterrand farblos. Schwinger gelb. p schwarz; die Gelenke und die Tarsen bräunlichgelb.  $f_3$  an der Basis ausgedehnt bräunlichgelb.

4 mm.

Bei dem einen der beiden Exemplare finden sich an einer Seite des Schildchens nicht 3, sondern 4 Dorne. Es scheint also die Neigung zur Bildung von mehr als 6 Schildchendornen zu bestehen.

*Isomerochera quadrilineata* Fabr. 1787

Syn. *Diphysa maculiventris* Macq. (1849)

*Ptilocera natalensis* Gerst. (1857)

7 ♂♂, 6 ♀♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 3. I.—7. X. 1965, D. COOKSON (z. T. mud).

*Sternobrithes tumidus* Loew 1856

11 ♂♂, 11 ♀♀ N. Vumba, S. Rhodesia, 1. IV.—19. X. 1965, 1 ♀ von Cross Kopje, Umtali, 6. XI. 1965 (mud).

*Drosimomyia natalensis* Kert. 1916

1 ♀ vom Town bush Pietermaritzburg, S. Africa, 29. I. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

Das Stück ist etwas kleiner (2,5 mm), als das KERTESZ in seiner Beschreibung angibt, und wirkt dadurch etwas schlanker, auch als 2 ♀♀ von Bulawayo, mit welchen ich es vergleichen konnte, stimmt aber mit diesen und den Angaben des Autors in allen Einzelheiten überein.

### Sarginae

*Ptecticus elongatus* Fabr. 1787

6 ♂♂ von N. Vumba, S. Rhodesia, 20. II. 1965, 1. IV. 1965, 1. XI. 1965, D. COOKSON.

*Chrysochroma dispar* n. sp.

2 ♂♂, 3 ♀♀ N. Vumba, S. Rhodesia, 16. X.—1. XI. 1965, D. COOKSON (mud).

Eine mittelgroße Art von im männlichen Geschlecht rötlicher, im weiblichen mehr violettbrauner Färbung. Beide Geschlechter auf dem Mesonotum mit einem metallisch glänzenden, saphirblauen Fleck.

♂: Kopf schwarz. Obere größere Augenfacetten von den unteren kleineren scharf getrennt. Augen zusammenstoßend. Fühler gelblichbraun. Borste apikal braun. Rüssel hellgelb. Ocellarhöcker mit grauer, längerer, nach vorn gerichteter Behaarung. Collare oben weiß. Körper rötlichbraun. Auf dem Mesonotum die Präskutellardepression mit

einem großen saphirblauen Fleck, der auch das Schildchen bis zu dem breiten gelben Hinterrand bedeckt. Behaarung des Mesonotums lang, aufrecht, hell, dazwischen anliegend, messingfarben. Pleuren hell glänzend behaart. Von der Schulter zur Flügelbasis eine weißliche Leiste. Flügel besonders in der apikalen Hälfte schwach grau, basal schwach gelblich.  $r_4$  vorhanden,  $r-m$ ,  $m-cu$  vorhanden, Geäder braun. Randmal trüb gelblich.  $m_3$  verkürzt. Schwinger im Leben wahrscheinlich grün, vor dem Ende mit einem dunklen Fleck.  $p$  hell weißlichgelb, mit Ausnahme der Endhälfte von  $f_2$  und  $f_3$ , die besonders unterseits braun sind.  $t$  in den Basalhälften fast weiß. Endglieder der Tarsen von  $p_3$  etwas gebräunt, teilweise auf der Oberseite mit schwarzen Haaren. Abdomen chitinfarben, an den Seitenrändern und apikal mit brauner Fleckenzeichnung, die diffus begrenzt ist, mit gelblicher Behaarung und bläulichem Schimmer.

♀: Kopf schwarz; Stirn mit der typischen Struktur, von etwa  $\frac{1}{6}$  der Kopfbreite, über den Fühlern beiderseits mit einer weißen, gelblich gesäumten Schwiele. Behaarung der Stirn und des Scheitels weißlich, nur kurz. Fühler gelblichbraun; die Borste apikal braun. Gesicht schwarz und braun. Rüssel und Taster weißlichgelb. Körperfärbung dunkler als beim ♂. Der Thorax auf dem Dorsum und an den Seiten mehr dunkel rotbraun, und auch das Postscutellum dunkel, mit blauem Schimmer. Auch die Zeichnung der  $p$  dunkler und ausgedehnter als beim ♂. Die Tarsen der  $p_3$  sind von der Mitte der Metatarsen an dunkelbraun. Flügel etwas dunkler grau als beim ♂. Abdomen metallisch dunkel violettbraun, mit blau und grünem Schimmer und unscheinbar weißlicher Behaarung. Von der chitinroten Farbe des männlichen Abdomens bleiben beim Weibchen nur in der Mitte von Vorder- und Hinterrändern einiger Segmente noch Reste übrig. Unterseite rotbraun, mit kurzer anliegender, heller Behaarung.

8—10 mm.

### *Chrysochroma subobscurum* n. sp.

1 ♂ von Ysterfontein, Atlantic Coast, SW Cape, 20. X. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

Eine verhältnismäßig kleine Art, mit rötlicher Dorsalbehaarung, ebensolchen Knien und getrübbten Flügeln.

♂: Kopf schwarz. Augen oben mit großen, unten mit scharf davon getrennten kleinen Facetten. Die Augen stoßen über dem Stirndreieck fast zusammen. Stirn- und Scheiteldreieck sind schwarz behaart; hinter dem Scheiteldreieck rötlich behaart. Stirndreieck schwarzgrün mit anliegender, nach unten gerichteter, weißer Behaarung. Gesichtsbhaarung unter den Fühlern gelblich, aufwärts gekrümmt. Fühler braun. Thorax, Schildchen und Abdomen stark geort, mit rötlicher, auf dem Mesonotum aufgerichteter Behaarung. Auf den Pleuren ist die spärlichere Behaarung gelblich.  $p$  rötlichgelb, alle  $f$  an der Basis bis zum Knie und alle  $t$  in der Mitte braunschwarz. Die Metatarsen sind hell, die Endtarsen gebräunt. Flügel grau getrübt, besonders in der Region der  $D$ , unter dem gelben Randmal. Die 3 Äste der  $m$  und  $cu_1$  erreichen den Hinterrand nicht ganz. Schwinger gelb. Abdomen grünschwarz, geort und mit rötlicher, nicht sehr dichter Behaarung. Unterseite ähnlich, aber anliegend, heller und dichter behaart.

6 mm.

### *Chrysochroma rubicundum* n. sp.

2 ♂♂, 1 ♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 2. XI. 1965, D. COOKSON.

1 kleine rötliche Art.

♂: Kopf schwarz; hell rötlich sind nur die Fühler und der Rüssel. Fühlerborste apikal gebräunt. Augen zusammenstoßend; obere größere Facetten von den unteren kleineren scharf getrennt. Behaarung auf dem Scheitel schwarz. Collare weiß. Thorax, Schildchen und Abdomen rötlichbraun, oberseits mit aufrecht stehender, kurzer schwar-



zer Behaarung; auf den ersten Abdominaltergiten etwas länger. Nur das letzte Tergit auf jeder Seite mit einem schwarzen, diffus begrenzten Fleckchen. Behaarung der Schulterregion und der Unterseite glänzend, gelb, ebenso wie die der rötlichgelben p; nur die letzten Tarsalglieder von p<sub>3</sub> teilweise schwarz behaart. Flügel fast farblos, am Vorderrand etwas gelblich; Flügeladern braun; Randmal gelb. r<sub>4</sub> vorhanden; r<sub>2+3</sub> weit distal des Endes der D. m<sub>3</sub> etwas verkürzt; r-m und m-cu vorhanden. Schwinger grün.

♀: Kopf schwarz; die Stirn auf dem Scheitel fast doppelt so breit wie über den Fühlern, in der Mitte mit dem für die Gattung charakteristischen Längskiel und auf den Parafrontalia stark geport. Vorne über den Fühlern 2 weiße Fleckchen. Behaarung des Kopfes kurz, grau, auf dem Gesicht rötlich. Behaarung des Körpers kurz, goldgelb. Randmal bräunlichgelb. Cerci der Legeröhre hell gelblich, am Ende schwarz.

6 mm.

### Chrysochlorinae

M. T. JAMES hat in seiner Arbeit 1939 die bis dahin mit einigen altweltlichen Formen in der Gattung *Chrysochlora* vereinigten neuweltlichen Arten in einer neuen Gattung *Chrysochlorina* mit dem Genotypus *vespertilio* (Fabricius 1805) ausgeschieden. FABRICIUS hatte 1805 die erste Art der Gattung als *Sargus amethystinus* von der Insel Mauritius nach einem ♀ beschrieben. LATREILLE errichtete für diese Art 1829 die Gattung *Chrysochlora*, in welche in der Folge auch die amerikanischen Formen Aufnahme fanden. Das konnte nur geschehen, weil es sich bei den altweltlichen Arten um seltene Insekten handelt, von welchen zunächst zufällig nur ♀♀ in die Sammlungen gelangten. Bei den amerikanischen *Chrysochlorina*-Arten sind die Augen der ♂♂ wie bei den ♀♀ durch eine breite Stirn getrennt, während die Arten der Gattung *Chrysochlora* wohl alle durch holoptische ♂♂ ausgezeichnet sind. Dazu treten andere Merkmale, auf welche zum Teil schon durch JAMES hingewiesen wurde. Neben der Holoptik der ♂♂ von *Chrysochlora* sind für diese Gattung die wichtigsten:

Die verdickte Basis der Arista ist bei *Chrysochlora* deutlich pubeszent. Die Zusammensetzung der verdickten Basis der Arista aus den Gliedern 8, 9 und 10 ist deutlich zu erkennen.

Die Flügel der altweltlichen Arten sind schlanker.

r<sub>2+3</sub> entspringt bei *Chrysochlora* über der Mitte von D, bei *Chrysochlorina* nahe r-m.

### *Chrysochlora cooksoni* n. sp.

1 ♂ N. Vumba, S. Rhodesia, 3. IV. 1965, D. COOKSON.

Gattungsbeschreibung: Eine große braune Art mit hellgrüner Basis des Abdomens. Ich konnte diese Art mit *Chrysochlora amethystina* (Fabr.) ♂ vergleichen und stelle die neue afrikanische in diese Gattung, wenn auch ein Merkmal, das mir für diese charakteristisch zu sein schien, sich nicht findet: Die Augenfacetten sind in größere obere und kleinere untere getrennt, während *amethystina* diesen Unterschied (♂) nicht zeigt. Das Gesicht ist bei *Chrysochlorina* unter den Fühlern deutlich nasenförmig vorspringend, bei *Chrysochlora* ist es nur flach gewölbt. Fühlerbildung und Flügelgeäder sind jedoch übereinstimmend. Ich sehe davon ab, auf Grund der Unterschiede jetzt schon ein neues Genus zu errichten.

Artbeschreibung ♂: Kopf rötlichbraun mit rötlichgelber Behaarung hinter dem Ozellenhöcker und auf dem Gesicht. Stirndreieck schmutzig grau, seidig mit anliegender spärlicher Behaarung. Wangen und Backen sehr schmal, mit einem Kamm

sehr dicht stehender, kurzer, glänzender, hellgelber Haare. Fühler hell braungelb mit ebensolcher Behaarung der Basalglieder. Fühler samt Borste nicht ganz so lang wie der Kopf. Thorax und Schildchen braun, mit etwas aufgerichteter, goldgelb glänzender Behaarung. Unter der Notopleuralnaht ein breiter hellgrüner Längsstreifen. Er ist hinter dem Stigma lang braun behaart; Meso- und Sternopleuren mit langer, silbriger Behaarung. Auf der Vorderseite der Hüften ist die Behaarung mehr messingfarben. p an der Basis rotbraun, die Tarsen heller, fast goldgelb. Krallen schwarz, an der Basis rötlichgelb. Flügel trüb graubraun; ein breiter Längsstreifen längs des Vorderrandes dunkler braun. Schwinger grün. Abdomen braun, mit kupferrötlicher, glänzender, anliegender Behaarung. Die beiden ersten Segmente hellgrün, an der Basis des zweiten Segmentes ein brauner, diffus begrenzter Fleck von brauner Farbe und der Behaarung wie auf den braunen Segmenten. Die grüne Farbe findet sich auch in einem schmalen Seitenrand und im Hinterrandwinkel des ersten braunen Tergites.

18 mm.

### Clitellariinae

#### *Heraclina* ? *abyssinica* (Bezzi) 1905

2 ♀♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 11. IV. 1965, D. COOKSON.

Vor mehr als 30 Jahren hatte ich ebenfalls 2 ♀♀ vom Chirinda Forest, S. Rhodesia, vor mir. Ich glaubte damals, diese beiden Stücke als *abyssinica* bestimmen zu dürfen, gab aber eine Beschreibung davon (1934, Deutsche Ent. Zeitschr. S. 313/314), und heute hege ich noch Zweifel, ob es die Bezzi'sche Art aus Abessinien ist. Leider ist das ♂ noch unbekannt, und ein Vergleich mit den Tieren aus Abessinien ist heute unmöglich.

In „Den Fliegen der paläarktischen Region“ habe ich die Gattung *Heraclina* (ohne  $r_4$  und mit großem Randmal) von *Oxycera* (*Hermione*) abgetrennt. Bei der Art aus Rhodesien ist die Fühlerborste nicht genau endständig, sondern steht etwas dorsal über dem spitzen Ende des Complexgliedes. Daraufhin müßte das Material von Abessinien einerseits, von Teneriffa andererseits noch mit dem aus Rhodesien verglichen werden.

1 ♀, das ich selbst in Ostafrika (Ngaruka) gefangen habe, stimmt morphologisch in allen Punkten mit den Rhodesiern überein; ich habe es seinerzeit als *abyssinica* bestimmt und zweifle auch heute noch nicht an der Richtigkeit meiner Bestimmung. Danach wären auch die beiden Rhodesier kaum etwas anderes wie eine var. anzusehen, bei welcher die gelbe Zeichnung des Kopfes und des Thorax (Pleuren) noch mehr reduziert ist. Bei ihnen ist vor allem die Stirn ohne jede gelbe Zeichnung. Flügel und p stimmen vollkommen überein.

#### *Porpocera fibulata* Enderlein 1914

1 ♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 17. III. 1965, D. COOKSON („Happily seen on ground. V. sluggish“!)

Mir lag diese auffallende Art mehrfach vor, aus der Cape Prov., Transvaal und S-Rhodesien, aber immer nur im weiblichen Geschlecht. Das ♂ ist unbekannt.

#### *Euclitellaria argenteofasciata* Bezzi 1905

2 ♂♂, 7 ♀♀ N. Vumba, S. Rhodesia, 10. IX.—4. XI. 1965, D. COOKSON (nud).

#### *Nemotelus rufitibialis* Lind. 1943

5 ♂♂, 6 ♀♀ von Arniston Coastal Dunes, Bredasdorp District, Cape Prov., 22./23. X. 1964 B. & P. STUCKENBERG.

Die Art wurde 1943 nach 1 ♀ von Simonstown Cape Prov. beschrieben.

Das ♂ zeigt dasselbe Rostrum wie das ♀, doch ist es infolge des größeren Auges natürlich verkürzt. Die braun und stark behaarten Augen stoßen auf der Stirn zusammen (beim ♀ sind sie unbehaart). Die unteren kleineren Facetten sind von den oberen durch eine scharfe Linie getrennt. Die Behaarung des Ozellenhöckers ist zart weiß. Übrige Behaarung wie beim ♀. Fühler so lang wie ihr Abstand vom Ozellenhöcker. Komplexglied und Griffel kräftig. 1.—4. Abschnitt gleich lang. Die Behaarung von Thorax und Schildchen ist im Gegensatz zu der beim ♀ weißlich, weich und abstehend. Auch auf dem Abdomen ist sie länger und nicht so anliegend.

5—6 mm.

*Nemotelus flavipes* Lind. 1961

1 ♂ von Van Staadens Pass, Port Elisabeth District, Cape Prov., 30. X. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

Das Typenmaterial stammte vom Storms River Pass, Tsitsikama Range, Indigenous Forest, E. Cape, und von Bainskloof, Wellington Distr., ca. 2000 ft., W. Cape.

*Nemotelus clunipes* Lind. 1960

14 Exemplare von Arniston Coastal Dunes, Bredasdorp District, Cape Prov., 22./23. X. 1964, und von Ysterfontein, Atlantic Coast, SW. Cape, 20. X. 1964.

Ich beschrieb die Art nach Material, das ich selbst von Witsands, Atlantikküste der Capeprovinz im X. 1958 mitgebracht hatte. Vom selben Ort lagen mir auch Stücke vor, die Kollege STUCKENBERG ein Jahr später gesammelt hatte.

Ich habe geglaubt, nach dem Typenmaterial 1 ♂ und 3 ♀♀ unterscheiden zu können, nur nach dem wenig sichtbaren Genitalapparat. Nach den zahlreichen Stücken, die mir nun vorlagen, scheint es mir, daß die Übereinstimmung der beiden Geschlechter sehr groß ist, daß sie sich nur am Genitalapparat unterscheiden lassen.

*Nemotelus rufilateralis* n. sp. (Abb. 2)

4 ♂♂ vom Pakhuis Pass, 950 m, Clanwilliam District, SW. Cape, 17.—19. X. 1964, B. & P. STUCKENBERG.

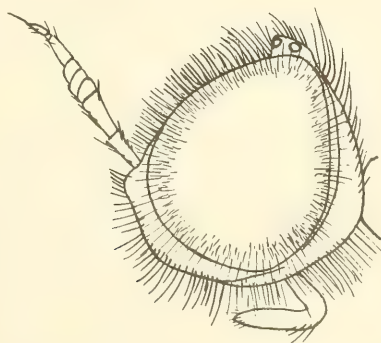


Abb. 2. *Nemotelus rufilateralis* n. sp. Kopfprofil.

Die Art ist neben der braunroten Zeichnung der Seiten des Abdomens besonders ausgezeichnet durch die verhältnismäßig breite Stirn des ♂. Leider wurden keine ♀♀ erbeutet.



♂: Die Stirn ist an der schmalsten Stelle etwa so breit wie der 1. Abschnitt des 3. Fühlergliedes lang ist; sie ist glänzend schwarz und wie der ganze Kopf, einschließlich der Augen, lang schwarz behaart. Das Rostrum ist kurz, stumpf. Die schwarzen, leicht grau bereiften Fühler sind fast so lang wie der Kopf. 1. und 2. Basalglied schlank, gleich lang; der Griffel mit einem feinen Endhaar. Thorax schwarz, glänzend. Mesonotum und Schildchen mit langer, aufgerichteter weißlicher Behaarung und kürzerer, etwas anliegender goldgelber, die von oben kaum sichtbar ist. Unterseite des Thorax mit ebenfalls weißlicher, abstehender Behaarung. Flügel glashell, mit gelben Adern.  $r_4$  vorhanden. Schwinger weiß mit braunem Stiel. Hüften schwarz, p gelb. Abdomen schwarz, an den Seiten der mittleren Tergite mit einem braunroten Fleck, dessen größte Ausdehnung am Hinterrand des 3. Tergits liegt, wo die braunrote Farbe längs des Hinterrandes mehr oder weniger zusammenfließt. Auch die beiden letzten Tergite sind schmal braunrot gesäumt. Der Bauch ist ebenfalls größtenteils braunrot auf den mittleren Sterniten. Behaarung des Abdomens weißlich.

5—6 mm.

### Stratiomyinae

#### *Dischizocera nigronotum* James 1957

2 ♀♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 5./6. XII. 1965, D. COOKSON.

Der Typus (♀) stammt aus Nyassaland; das ♂ ist noch nicht bekannt.

#### *Odontomyia smaragdifer* (Lind.) 1938

Syn. *Cyrtopus resplendens* Brun., nomen nudum

4 ♂♂, 1 ♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 16. V. 1965, 1 ♂ von E. Vumba, S. Rhodesia, 6. V. 1965, D. COOKSON (On flowers).

#### *Oplodontha selinda* James 1957

1 ♀ von N. Vumba, S. Rhodesia, 18. XI. 1965, D. COOKSON.

Auch der Typus (♀) wurde aus S. Rhodesia, Mt. Selinda, beschrieben. ♂ noch unbekannt.

### Frühere Arbeiten des Autors über aethiopische Stratiomyiden

- 1935: Aethiopische Stratiomyiiden (Deutsche Ent. Zeitschr., Jahrgang 1934, S. 291—316).
- 1938: Aethiopische Stratiomyiiden (Mittlgn. d. Deutsch. Ent. Ges., Jahrgang 3, S. 66—73).
- 1938: Stratiomyiiden aus dem Kongo-Gebiet (Bull. Mus. roy. d'Hist. natur. de Belgique, t. XIV, pp. 1—35).
- 1939: Stratiomyiidae, Ruwenzori Expedition 1934—1935, Vol. II, pp. 1—11 (London, Brit. Mus.).
- 1942: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Deutsch-Ostafrikas, insbesondere des Matengo-Hochlandes, Ergebnisse einer Sammelreise H. ZERNYS, 1935—1936. VI: Diptera, 2. Stratiomyiidae (Ann. d. Naturhist. Mus. in Wien, 53. Bd., II. T., S. 101—106).
- 1943: Zwei neue afrikanische *Nemotelus*-Arten (Zool. Anz., Bd. 141, S. 176—178).
- 1952: Aethiopische Stratiomyiiden (Dipt.) III (Revue Zool. Bot. Afr., XLVI, pp. 333—344).
- 1953: Ostafrikanische Stratiomyiiden (Ergebnisse der Deutschen Zoologischen Ostafrika-Expedition, 1951—1952, Gruppe LINDNER, Stuttgart, Nr. 12) (Jh. Ver. vaterl. Naturk., Württemberg, 108. Jahrgang, S. 18—29).
- 1955: Contribution à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission P. BASILEWSKY, 1953. XXX: Diptera, Stratiomyiidae (Ann. Mus. Congo, Tervuren, Zool., 36, pp. 290—295).
- 1955 a: Congo-Stratiomyiidae (Dipt.) (Revue Zool. Bot. Afr., LII, pp. 241—245).
- 1958: Aethiopische Stratiomyiiden (Dipt.) IV (Jl. Ent. Soc. S. Africa, Vol. 21, pp. 121—128).
- 1958 a: Stratiomyiidae (Parc Nation. de l'Upemba, I: Miss. G. F. DE WITTE, fasc. 52, pp. 33—38).
- 1959: Diptera Stratiomyiidae (South African Animal Life, Vol. VI, pp. 373—375).

- 1960: Afrikanische Stratiomyiden (Ergebnisse Forschungsreise LINDNER, 1958—1959, Nr. 2, Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 44, S. 1—8).
- 1961: Aethiopische Stratiomyiden (Diptera) V (Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 68, S. 1—13).
- 1965: Stratiomyiidae (Diptera Brachycera) (Parc National de la Garamba, Miss. H. DE SAEGER, fasc. 46, pp. 45—65).
- 1965 a: Stratiomyiden von der Elfenbeinküste (Diptera Stratiomyiidae) (Rev. Zool. Bot. Afr., LXXI, pp. 225—229).
- 1965 b: Aethiopische Stratiomyiden (Diptera) VI (Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 137, S. 1—15).
- 1966: Aethiopische Stratiomyiden (Diptera) VII (Stuttg. Beiträge z. Naturkunde, Nr. 151, S. 1—8).
- 1966 a: Stratiomyiden aus dem Kongo im Musée Royal de l'Afrique centrale in Tervuren, mit einer Bestimmungstabelle der afrik. Pachygasterinae (Revue Zool. Bot. Africaines, Vol. LXXXIII, pp. 351—384).

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Erwin Lindner, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,  
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3







# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

15. Dezember 1966

Nr. 170

## Indizien für die Sprachfähigkeit fossiler Menschen

574.0643 Von Friedrich A. Kipp, Marbach

S 937 Mit 5 Abbildungen

Es gibt keine unmittelbaren Dokumente, die uns über die Entstehungsgeschichte und die Frühentwicklung der Sprache Aufschluß geben könnten. Nur sozusagen vom Rande her mittels der von fossilen Menschen erhaltenen Überreste können wir uns dem Fragenkreis ein wenig nähern. Aus den kulturellen Leistungen wie auch aus Schädel-funden mit erhaltenem Kiefer und Gaumen lassen sich Rückschlüsse auf ihre eventuelle Sprachfähigkeit ziehen.

In Anbetracht der bildnerischen Leistungen des späteiszeitlichen Menschen (Jung-paläolithikum) mit ihren eindrucksvollen Gravierungen, Plastiken und Höhlenmalereien kann kein Zweifel bestehen, daß dieser auch eine ausgebildete Sprache hatte (siehe PORZIG 1955). Aus früheren Epochen, dem Altpaläolithikum, gibt es einige spärliche Hinweise auf kultische Verrichtungen (z. B. Bärenkult im Drachenloch von Vättis im St. Galler Oberland), im übrigen sind von den altsteinzeitlichen Menschen nur Arte-fakte in Form von Steinwerkzeugen bekannt.

Die Herstellung von Geräten und Werkzeugen, auch solche einfachster Art, setzt aber bereits einen Dingbegriff voraus. Die dinghafte, gegenständliche Auffassung des von außen Gegebenen ist eine spezifisch menschliche Fähigkeit. Das Tier hat sie nicht. Zum Dingbegriff dürfte aber stets auch eine Benennung der Dinge durch den zeichen-haften Sprachlaut gehören. Unter diesem Gesichtspunkt ist man zur Annahme berech-tigt, daß die Anfänge der Sprachentwicklung sehr weit zurückreichen und wohl so alt sind wie die Geräteherstellung selbst.

Ein anderer Weg, der Aufschlüsse über die mögliche Sprachfähigkeit fossiler Men-schen vermitteln kann, führt über das Studium der Mundorgane.

Beim Menschen steht der Mund wesentlich im Dienst der Sprache. Fast alle Teile der vorderen Mundregion wirken bei der Erzeugung der Laute mit. Die Vokale werden durch eine verschiedenartige Formung der ganzen Mundhöhle gebildet. Die Konso-nanten entstehen als Reibungsgeräusche, die vom Luftstrom unter Zuhilfenahme von jeweils bestimmten Teilen des Mundes hervorgebracht werden. Dementsprechend grup-piert man die letzteren in Zungenlaute, Gaumenlaute (g, k, ch), Zahnlaute (d, t, s) und Lippenlaute (b, p, w). Bei manchen Konsonanten wirken mehrere Teile zusammen (z. B. beim „l“ Zunge und Gaumen, beim „f“ Zähne und Lippen).

Indem die Mundorgane als Sprachwerkzeuge dienen, haben sie — im Vergleich zum Tier — einen wenigstens teilweisen Funktionswechsel durchgemacht. Ein Funktionswechsel ist aber immer auch mit Formänderungen verbunden. So zeigen die Mundorgane beim Menschen eine Reihe struktureller Besonderheiten, die sich auf die Sprachfunktion beziehen (vgl. KIPP 1955). Als solche sind zu nennen:

1. Der kurze Kiefer mit dem breit-hufeisenförmigen Zahnbogen.
2. Der hochgewölbte Gaumen (bei Säugetieren ist der Gaumen meist ganz flach). Durch diese beiden Eigenschaften entsteht der hohe und weite Mundraum, der sowohl als Vokalhöhle fungiert, wie er auch der Zunge den notwendigen Spiel-raum für die Erzeugung der Konsonanten gibt.
3. Die Zähne sind von gleichmäßiger Höhe und bilden

4. eine lückenlos geschlossene Reihe, wie sie sich nirgends bei den Säugetieren einschließlich der höheren Affen findet. Ungleiche Zahnhöhe oder das Vorhandensein von Lücken in der vorderen Zahnreihe wäre mit der Sprachfunktion nicht vereinbar.
5. Die Schneidezähne stehen senkrecht im Kiefer (bei den Anthropoiden sind sie nach vorne gezogen).
6. Milch- und Ersatzgebiß sind bei den Säugetieren (inklusive der Menschenaffen) meist sehr verschieden dimensioniert. Beim Menschen bewahrt die vordere Gebißregion (gemessen vom 2. Prämolare über die Schneidezähne zum 2. Prämolare auf der anderen Kieferseite) auch in der zweiten Dentition ziemlich genau die Dimensionen des Milchgebisses (vgl. Bolk 1924).  
Diese Tatsache ist im Hinblick auf die Sprachfunktion von großer Bedeutung. Wir eignen uns die Sprache in den Kindheitstagen an, um sie fürs ganze Leben beizubehalten. Die Kontinuität der einmal erlernten Sprachbewegungen ist nur möglich, wenn auch die Proportionen des vorderen Zahnbogens über den Zahnwechsel hinweg beim adulten Gebiß bewahrt bleiben.

Die Mundteile, insbesondere die Zähne, versehen selbstverständlich zunächst bei der Nahrungsaufnahme wichtige Aufgaben. Da man vom Tierreich her gewohnt ist, das Gebiß allein auf die Ernährungsfunktionen zu beziehen, denkt man auch beim Menschen meist nur an diese. In Zusammenhang mit dem aufrechten Gang sind die auf die Ernährung bezüglichen Aufgaben der Mundregion beim Menschen jedoch bis zu einem gewissen Grade zurückgetreten. Die Vierfüßer gebrauchen Mund und Gebiß für das Ergreifen und Aneignen der Nahrung, außerdem zu Kampf und Wehr. Der Mensch bedient sich bei diesen Tätigkeiten seiner Hände und der selbstgeschaffenen Werkzeuge. Das brachte für die Kieferregion eine wesentliche Entlastung, und so wurde der Weg frei, daß die Mundteile in den Dienst der Lauterzeugung treten konnten. In der Folge mußten sich auch Formänderungen einstellen, die den neuen Erfordernissen entsprachen.

Die oben genannten Besonderheiten des menschlichen Gebisses finden von der Ernährungsseite her keine ausreichende Erklärung. Ein Beispiel dafür ist der Eckzahn, dessen unbedeutende Ausbildung beim Menschen zunächst rätselhaft erscheint. Die Affen, auch die Anthropoiden, haben kräftige, stark hervortretende Eckzähne, was mit entsprechenden Lücken am Gegenkiefer verbunden ist. Sie ernähren sich im wesentlichen vegetarisch. Im Gegensatz dazu war der Mensch im Diluvium vorwiegend auf Fleischnahrung eingestellt; daher wären bei ihm, wenn es nach den für die Tierwelt gültigen Regeln ginge, eher größere Eckzähne zu erwarten. Der tatsächliche Befund zeigt das Gegenteil: Der Eckzahn hat ein überraschend kleines Format und ordnet sich ohne Zäsur der Reihe der Vorderzähne ein; demzufolge entfallen auch die sogenannten Affenlücken. Die Zahnreihe erhält dadurch jene vollkommen gleichmäßige und geschlossene Beschaffenheit, wie sie sich einzig und allein beim Menschen findet und für die Erfordernisse seiner Lauterzeugung wichtig ist.

Die oben zusammengestellten besonderen Merkmale der menschlichen Mundregion, deren sprachlicher Bezug evident ist, dürften auch entwicklungsgeschichtlich in Zusammenhang mit der Sprache gesehen werden, vielleicht in gewissem Umfang sogar adaptiv. Hängt doch ohne Zweifel von ihnen die Funktion der Lautbildung und deren Vervollkommen ab.

Wo sie sich bei fossilen Menschen nachweisen lassen, können sie als Indizien für eine mögliche Sprachfähigkeit gelten.

Nur bei wenigen der Urmenschenfunde hat man das Glück, die für die Sprachfunktion in Betracht kommenden Teile in guter Erhaltung zu finden. Auch ist es hier nicht unsere Aufgabe, problematische Fälle zu diskutieren. Wir beschränken uns daher im folgenden auf die Untersuchung einiger weniger und gut bekannter europäischer Funde.



I. Der Heidelberger Unterkiefer. Wegen seines hohen Alters verdient der Heidelberger Unterkiefer besonderes Interesse. Die Fundschicht gehört zum frühen Pleistozän und läßt sich dem I. Interglazial (Günz-Mindel) einordnen. Mitgefundene Tierreste lassen auf ein warmes Klima schließen. Der Heidelberger ist etwa so alt, wenn nicht noch etwas älter als *Pithecanthropus* und *Sinanthropus*.

Der Unterkiefer ist etwas größer und breiter als beim heutigen Menschen, vor allem aber unterscheidet er sich von diesem durch das gänzliche Fehlen eines Kinnvorsprunges. Die breit-hufeisenförmige Gestalt des Zahnbogens und die Beschaffenheit der Zähne entsprechen jedoch vollkommen dem jetzigen Typus. Der Eckzahn ragt nicht hervor, sondern ist der Höhe der Schneidezähne angeglichen. Die Schneidezähne stehen senkrecht im Kiefer und grenzen ohne Lücken aneinander. Nach diesen Indizien ist es berechtigt, auf eine Funktion der Mundteile bei der Lautbildung zu schließen. Da der Unterkiefer das einzige Fundstück ist, wissen wir leider nichts über die Gaumenhöhe, die für eine genauere Beurteilung wichtig wäre. Mit der Annahme einer vielleicht nicht mehr ganz anfänglichen Sprachfähigkeit müssen wir uns daher begnügen.

In der Sandgrube von Mauer bei Heidelberg, welche 1907 den Unterkiefer geliefert hatte, wurden neuerdings von A. RUST einfache Steinwerkzeuge entdeckt, die aus Geröllern von quarzitischem Sandstein (Buntsandstein) zugeschlagen waren (siehe R. GRAHMANN 1956, der sie auch abbildet). Daß zur Geräteherstellung der Dingbegriff gehört, der ohne sprachliche Korrelate nicht vorstellbar ist, wurde schon oben ausgeführt.

II. Der Steinheimer Schädel. Er ist in das II. Interglazial (Mindel-Riß) zu datieren. Der Oberkieferbezirk blieb bei ihm einigermaßen erhalten. Zwar fehlen die Vorderzähne, doch besteht nach der Form des Alveolarbogens und nach der Beschaffenheit der Molaren kein Zweifel an der vollkommen menschlichen Bezahnung des Steinheimers.

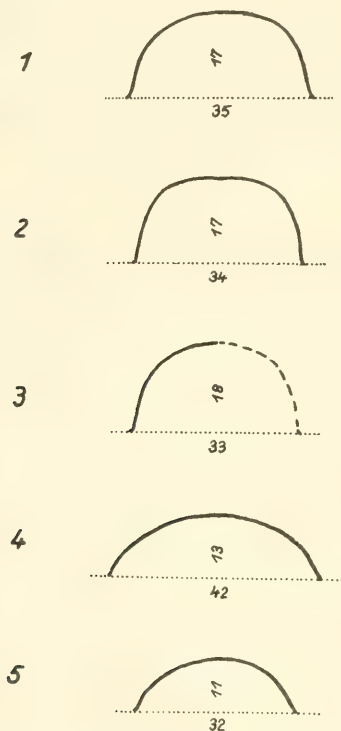
Bei ihm kann nun auch die Gaumenhöhe ermittelt werden, da seine rechte Gesichtshälfte ungestört erhalten ist. Die am Gipsabguß ermittelte Gaumenhöhe (gemessen am Schnitt zwischen zweitem Prämolare und erstem Molar) beträgt 18 mm und entspricht damit der des jetzigen Menschen. Abbildung 3 zeigt die Gaumenwölbung des Steinheimers im Vergleich zu der des rezenten Menschen (Abb. 1) und des Jungpaläolithikers von Combe Capelle (Abb. 2). Der für die Formung der Sprachlaute zur Verfügung stehende Raum gleicht beim Steinheimer wie auch beim Jungpaläolithiker bereits dem heutigen.

Soweit sich ein Urteil allein auf Skeletteile stützen läßt, finden wir beim Steinheimer erstaunlicherweise schon alle Bedingungen erfüllt, welche zu einer ausgebildeten Sprache gehören. Eine artikulierte, aus vokalischen und konsonantischen Lauten aufgebaute Sprache liegt somit durchaus im Bereich des Möglichen.

Vom Steinheimer selbst sind keine Artefakte erhalten und nach Beschaffenheit der Fundstelle auch kaum zu erwarten. Die zeitlich etwa gleich alte Fundschicht von Swanscombe (Südengland) ergab jedoch neben Fragmenten eines Hirnschädels auch zahlreiche zugeschlagene Feuersteine. So ist, wenn auch nicht für den Ort, so doch für die Zeit des Steinheimers die Zurichtung von Feuersteinwerkzeugen belegt.

III. Neandertaler. Überreste vom Neandertaler Menschen, der in der letzten Zwischeneiszeit und zu Beginn der Würmeiszeit lebte, wurden in vielen Teilen Europas gefunden. Bei kleinem Wuchs hatte er ein besonders massiges Skelett. Man vermutet, daß er in leicht vorgebeugter Haltung ging. Sein großer Schädel weist bei einigen Individuen einen Gehirnraum auf, welcher den des rezenten Menschen sogar noch etwas übertrifft. Man hielt den Neandertaler früher für den Vorfahr des *Sapiens*-Menschen. Einige Besonderheiten des Schädels, die massigen Knochen u. a. sprechen aber gegen diese Annahme. Die meisten Anthropologen halten ihn jetzt für einen Seitenzweig der menschlichen Entwicklung, welcher um die Mitte der letzten Eiszeit (Würm) erloschen ist.

Am Schädel des Neandertalers tritt die Mundregion stärker nach vorne als beim zeitlich früheren Steinheimer. Was aber besonders überrascht, ist der breite niedrige Gaumen. Abbildung 4 zeigt die Gaumenwölbung beim Schädel von La Chapelle aux Saints (Gaumenhöhe 13 mm). Dieser stammt von einem schon sehr bejahrten Individuum, und man könnte deshalb eine Altersrezession der Alveolarleisten vermuten. Doch auch das La Quina-Kind, noch im Besitz des Milchgebisses, weist den flachen Gaumen auf (Abb. 5, Gaumenhöhe 11 mm). Auch hat der Gaumen eine andere Form. Die Wölbung erhebt sich vom Rand her flacher und unterscheidet sich dadurch erheblich von der des Steinheimers oder des rezenten Menschen. (Erwähnt sei auch, daß Milchgebiß und Ersatzgebiß beim Neandertaler offenbar sehr verschiedene Ausmaße hatten. Beim rezenten Menschen dagegen sind, wie oben gesagt, Milch- und Ersatzgebiß ähnlich dimensioniert.)



Gaumenwölbung am Schnitt zwischen 2. Prämolare und 1. Molar (schematisch).

Abb. 1. Rezentner Mensch.

Abb. 2. Jungpaläolithischer Mensch von Combe Capelle.

Abb. 3. Steinheimer.

Abb. 4. Neandertaler von La Chapelle aux Saints.

Abb. 5. Neandertaler La Quina-Kind.

Die Zahlen geben Höhe und Breite in mm an.

Der niedrige und flache Gaumen ist in sprachlicher Hinsicht kein günstiges Zeichen, denn er besagt, daß die Zunge nur einen geringen Spielraum hatte. Auf Grund seiner Werkzeugkultur (Mousterien) wird man dem Neandertaler allerdings eine gewisse Sprachfähigkeit nicht aberkennen können. Bei dem eingeeengten Mundraum ist jedoch ein Lautbildungsvermögen in der Art des unsrigen sehr unwahrscheinlich. Es wäre denkbar, daß seine Sprache auf einem anderen phonetischen Prinzip beruhte, mög-

licherweise mehr auf zischenden und pfeifenden Lauten. Auf jeden Fall dürfte der Lautschatz des Neandertalers wesentlich einfacher und ärmer gewesen sein als bei Menschen, die mit einem hohen Gaumen ausgestattet sind.

Die Entwicklungslinie zum heutigen Menschen läßt sich eher an den Steinheimer anknüpfen. Wie erwähnt, scheidet der Neandertaler aus der Entwicklungslinie zum rezenten Menschen aus. Seine abseitige Stellung findet auch hinsichtlich der für die Sprache wesentlichen anatomischen Strukturen seine Bestätigung.

So kann uns das Studium der Mundteile fossiler Menschen wenigstens einige Anhaltspunkte in dem sonst so schwer zugänglichen Gebiet der sprachlichen Evolution vermitteln.

Herrn Dr. A. KLEINSCHMIDT danke ich herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

### S c h r i f t t u m

- BOLK, L. (1924): Die Entstehung des Menschenkinnes. Verh. K. Akad. van Wetenschappen Amsterdam. 2. Sectie, Tl. 23.
- GIESELER, W. (1959): Die Fossilgeschichte des Menschen, im Sammelwerk HEBERER, Die Evolution der Organismen, Bd. II. Stuttgart.
- GRAHMANN, R. (1956): Die Urgeschichte der Menschheit. 2. Aufl. Stuttgart.
- KIPP, F. A. (1955): Die Entstehung der menschlichen Lautbildungsfähigkeit als Evolutionsproblem. *Experientia* Vol. XI, S. 89—94.
- PORZIG, W. (1955): Das Wunder der Sprache. 2. Aufl.
- RÉVÉSZ, G. (1946): Ursprung und Vorgeschichte der Sprache. Bern.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Friedrich A. Kipp, 7142 Marbach/Neckar, Erdmannhäuser Straße 12





















SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01234 1996